

**UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS WASSERGLEICHGEWICHT
IXODIDER ZECKEN UNTER BESONDERER
BERÜCKSICHTIGUNG VON ORT UND MECHANISMUS
DER AKTIVEN WASSERDAMPF-AUFNAHME
AUS DER ATMOSPHÄRE**

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches 23 (Biologie)
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Dieter Rudolph
aus Altastenberg
1976

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS WASSERGLEICHGEWICHT
IXODIDER ZECKEN UNTER BESONDERER
BERÜCKSICHTIGUNG VON ORT UND MECHANISMUS
DER AKTIVEN WASSERDAMPFAUFNAHME
AUS DER ATMOSPHÄRE

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches 23 (Biologie)
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Dieter Rudolph

aus Altastenberg

1976



1. Referent: Professor Dr. W. Knülle

2. Referent: Professor Dr. J. Brandenburg

Tag der mündlichen Prüfung: 20. Januar 1976

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Willi Knülle, möchte ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank für die Überlassung des Themas und für die umfassende Betreuung während der Durchführung der Untersuchungen aussprechen.

Weiterhin danke ich Herrn Dr. Terry L. Devine für die Bereitstellung eines in mehrjähriger Arbeit entwickelten registrierenden Waagensystems sowie für die jederzeit großzügige Unterstützung.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Inhaltsverzeichnis

	<u>Seite</u>
EINLEITUNG UND AUFGABENSTELLUNG	1
HISTORISCHER RÜCKBLICK	3
MATERIAL UND METHODEN	17
I Untersuchungen über das Wassergleichgewicht ixodider Zeckenlarven	22
II Untersuchungen über das Wassergleichgewicht Adulter von <i>Amblyomma variegatum</i>	
1. Charakteristika und Regulation des Wassergleichgewichtes	47
2. Relative Luftfeuchtigkeit und Wasserdampfaufnahme	63
3. Relative Luftfeuchtigkeit und Wasserdampfabgabe	69
III Untersuchungen über Ort und Mechanismus der aktiven Wasserdampfaufnahme	
1. Die Rolle des Tracheensystems	82
2. Der Ort der aktiven Wasserdampf- aufnahme	86
3. Der Aufnahmemechanismus	101
ZUSAMMENFASSUNG	111
LITERATURVERZEICHNIS	116

EINLEITUNG UND AUFGABENSTELLUNG

Terrestrische Lebewesen sind ständig der Verdunstungskraft einer Atmosphäre ausgesetzt, die normalerweise nicht mit Wasserdampf gesättigt ist. Insbesondere für terrestrische Arthropoden, die eine Vielzahl kleiner z.T. winziger Arten umfassen, kommt der Luftfeuchtigkeit unter den Umweltfaktoren eine Schlüsselrolle hinsichtlich der Entwicklung, des Vorkommens und des Überlebens zu. Bekanntlich sind gerade kleine Lebewesen mit ihrer im Vergleich zum Volumen sehr großen Körperoberfläche besonders anfällig gegen Austrocknung. Die Tatsache, daß dennoch gerade die Arthropoden im Laufe der Erdgeschichte beinahe alle terrestrischen Bereiche besiedelt haben bis hinein in die trocken-heißen Wüstengebiete, hat zahlreiche Biologen veranlaßt, der Frage nachzugehen, welche Strukturen und Mechanismen diese Tiergruppe im Laufe ihrer Evolution gegen die evaporativen Kräfte der Atmosphäre entwickelt hat.

So wissen wir, daß bei Insekten und zahlreichen Milbenarten der Wasserverlust durch die Kutikula durch eine dünne Lipidschicht der Epikutikula drastisch reduziert wird. Überdies kann der respiratorische Apparat, wie bei zahlreichen Insektenarten nachgewiesen, mit einem aktiv regulierbaren Verschlusmechanismus der Stigmen einen wirksamen Schutz gegen Wasserverluste aus dem Tracheensystem besitzen. Wasserverluste aus dem Verdauungstrakt können durch Reabsorption von Wasser im Rektum und Abgabe von trockenen Exkreten und trockenem Kot eingeschränkt werden. Zu Wassergewinnen kann es bei Arthropoden durch Trinken, Aufnahme von Wasser mit der Nahrung, metabolisches Wasser, Absorption flüssigen Wassers durch das Integument und durch Aufnahme von Wasserdampf aus nicht gesättigter Luft kommen. Vergegenwärtigt man sich, daß der Dampfdruck der Haemolymph mit einer relativen Luftfeuchtigkeit von annähernd 99% im Gleichgewicht ist, so stellen sich die Entnahme von Wasserdampf aus einer Atmosphäre, deren Wasserdampfdruck weit unter dem Sättigungswert liegt, und der anschließende Transfer des Wassers in die Gewebe des Arthropodenkör-

pers als "up-hill"-Prozeß dar. Aktiver Transport von Wasser per se konnte in biologischen Systemen bis heute nicht nachgewiesen werden. Insbesondere unter diesen Gesichtspunkten ist die Frage nach Ort und Mechanismus der Wasserdampfaufnahme bei Arthropoden von allgemein physiologischem Interesse.

Die vorliegende Arbeit befaßt sich mit dem Wassergleichgewicht ixodider Zecken, die als temporäre obligatorische Ektoparasiten oft über Wochen und Monate beim Fehlen eines geeigneten Wirtstieres ohne Nahrungsaufnahme die durch Transpiration und Exkretion entstandenen Wasserverluste ausgleichen müssen. Als Wassergleichgewicht - im Englischen "water-balance" - bezeichnet man nach Winston's (1964) Definition das Aufrechterhalten eines "steady-state" zwischen Wassergewinnen und Wasserverlusten einschließlich der Regulationsmechanismen, die zu diesem Gleichgewichtszustand führen. Nicht zuletzt die große veterinär- und humanmedizinische Bedeutung der Zecken als Krankheitserreger (Zeckenparalyse) und Krankheitsüberträger (z.B.: Piroplasmosen, Rickettsiosen, Spirochätosen) hat zu zahlreichen Untersuchungen über das Wassergleichgewicht dieser Tiere geführt. In diesen Untersuchungen ist die entscheidende Rolle der Luftfeuchtigkeit für das Überleben und die Verbreitung von Zecken vielfältig dokumentiert worden. Unter anderem konnte bei allen bisher untersuchten Zeckenarten die Fähigkeit zur Wasserdampfaufnahme aus nichtgesättigter Luft nachgewiesen werden.

Über die allgemeinen Charakteristika der Luftfeuchtebeziehungen hinaus, wie untere Aufnahmegrenze für Wasserdampf, Verlust- und Aufnahmeraten sowie Lebensdauer in verschiedenen Luftfeuchtigkeiten, bleiben in den bisherigen Arbeiten nahezu alle Fragen offen, die sich mit der Regulation des Körperwassergehaltes in Luftfeuchtigkeiten oberhalb der kritischen Gleichgewichtsluftfeuchte sowie mit den Orten und Mechanismen des Wasserdampfaustausches - insbesondere der aktiven Wasserdampfaufnahme - befassen.

Diese Fragen sind Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen, in deren Mittelpunkt die Ixodide *Amblyomma variegatum* steht.

HISTORISCHER RÜCKBLICK

In den zurückliegenden vier Jahrzehnten ist eine Reihe terrestrischer Arthropoden der unterschiedlichsten taxonomischen Gruppen mit zum Teil erheblich unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen in Bezug auf ihre Luftfeuchteabhängigkeit untersucht worden. Daß dennoch unsere Kenntnisse über die Strukturen und Mechanismen, die den evaporativen Kräften der Atmosphäre entgegenwirken und zu einem ausgewogenen Körperwassergehalt der Arthropoden führen, sehr lückenhaft sind, mag seinen Hauptgrund in der Komplexität des Wasseraustausches zwischen Arthropodenkörper und umgebender Luft haben. So sind allein in den Prozeß der Wasserkonservierung neben der Kutikula auch das respiratorische System, das Rektum mit seiner Fähigkeit zur Reabsorption von Wasser sowie in einigen Fällen gezielte Luftfeuchte-Reaktionen verwickelt.

In einer der ersten Arbeiten, die sich ausführlich mit der Luftfeuchteabhängigkeit und dem Wassergleichgewicht von Arthropoden befassen, stellte Buxton (1930) fest, daß der Wasserverlust von *Tenebrio*-Larven in nicht gesättigter Atmosphäre keinem einfachen physikalischen Gesetz, wie dem Dalton'schen Evaporationsgesetz⁺, folgt. So fiel bei Luftfeuchten um 0% r.F. auf, daß Temperaturerhöhung und damit verbundene Erhöhung des Sättigungsdefizits nicht zur Erhöhung der Transpirationsrate führte. Bei Feuchten zwischen 30 - 80% r.F. war der Wasserverlust in den niedrigeren Feuchten geringer, als nach dem Dalton'schen Evaporationsgesetz zu erwarten gewesen wäre. Schließlich wurde bei Feuchten von 90% r.F. und mehr sogar eine Gewichtszunahme festgestellt. Ganz anders stellten sich die Wasserverluste bei zwei Heteropteren-Arten dar, die sich trotz ihrer ähnlichen Lebensweise und engen Verwandtschaft untereinander

⁺ Dieses Gesetz besagt: Unter sonst gleichen Bedingungen ist der Wasserverlust von einer evaporierenden Oberfläche dem Sättigungsdefizit direkt proportional.

erheblich unterschieden. Bei Adulten von *Rhodnius prolixus* (Buxton, 1932) zeigten die Gewichtsverluste im Bereich von 30 - 90% r.F. keinerlei Abhängigkeit von der atmosphärischen Luftfeuchtigkeit. Die Tiere verloren in allen Feuchten dieses Bereiches den gleichen Prozentsatz an Körperwasser. Bei *Cimex lectularius* (Mellanby, 1932a) hingegen waren die Verlustraten in trockener Luft größer als in feuchter, wobei allerdings, gemessen am Sättigungsdefizit, die Verluste in feuchter Luft relativ größer waren als in trockener.

Als mögliche Ursachen für die Abweichungen der Wasserverlustraten vom Dalton'schen Evaporationsgesetz ziehen Buxton und Mellanby in den zitierten Arbeiten die je nach Luftfeuchte unterschiedliche Produktion metabolischen Wassers sowie die Regulation des Stigmenverschlusses in Betracht.

Indizien dafür, daß ein großer Teil der evaporativen Wasserverluste tatsächlich über die Stigmenöffnungen erfolgt, lieferten die Arbeiten von Gunn (1933) an Schaben und von Mellanby (1933a) am Mehlwurm. Die aktive Rolle der Stigmen bei der Reduktion der Transpirationsrate konnte Mellanby (1935a) bei Larven von *Tenebrio molitor*, Larven von *Tineola biselliella* und Adulten von *Xenopsylla cheopis* nachweisen. Mellanby stellte fest, daß ein CO_2 -Gehalt von 5% in der Atemluft bei den untersuchten Insekten dazu führte, daß die Transpirationsraten erheblich anstiegen. Da andererseits entsprechende Versuche mit Larven von *Xenopsylla cheopis*, bei denen im Gegensatz zu den Adulten kein spirakulärer Verschlußmechanismus gefunden werden konnte, zu keiner Erhöhung der Transpirationsrate führte, folgerte Mellanby, daß ein CO_2 -Gehalt von 5% in der Atemluft dazu führt, daß die Kontrolle über die Stigmenöffnungen verloren geht und diese permanent offengehalten werden.

Ein Verlust der aktiven Kontrolle über die Evaporation aus dem Tracheensystem, hervorgerufen durch erhöhten CO_2 -Gehalt der Atemluft, konnte auch bei einigen Vertretern der Acarina beobachtet werden. Bei Zecken stellten Mellanby (1935b), Browning (1954a) und Hefnawy (1970) erhöhte Wasser-

verluste aus den Stigmenöffnungen fest, wenn der CO_2 -Gehalt der Atemluft je nach Art unterschiedliche Schwellenwerte zwischen 5% und 50% überschritt. Lees (1946) konnte hingegen bei *Ixodes ricinus* keinen einheitlichen Effekt von CO_2 auf die Wasserverluste aus dem Tracheensystem beobachten, während McEnroe (1961) bei Spinnmilben und Winston und Nelson (1965) bei der Kleemilbe *Bryobia praetiosa* eine Abhängigkeit zwischen dem CO_2 -Gehalt der Atemluft und den Wasserverlusten konstatierten, die vermutlich über die Stigmen zustande kommt.

Außer durch CO_2 -Einfluß kann die Kontrolle über den spirakulären Wasserverlust bei Arthropoden auch durch den physiologischen Zustand der Tiere beeinflusst werden. So berichten Bursell (1957) für Tsetsefliegen und Hefnawy (1970) für die Zecken, *Hyalomma dromedarii* und *Ornithodoros savignyi*, daß bei diesen Arten unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme der spirakuläre Kontrollmechanismus über den Wasserverlust versagt. Entsprechendes gilt nach Miller (1961) für gut hydrierte Libellen (dragon flies).

Während bei einer Reihe von Insekten gezeigt werden konnte, daß eine aktive Verkleinerung der Stigmenöffnungen unter bestimmten Luftfeuchte- und Temperaturbedingungen möglich ist (Jakovlev und Krüger, 1954; Schmidt, 1955; Jakovlev, 1956, 1961; Bursell, 1957; Schulze, 1959), hält die Diskussion über einen möglichen Verschlusmechanismus der Zeckenstigmen an (Nuttall et al., 1908; Robinson und Davidson, 1913; Mellanby, 1935; Browning, 1954b; Arthur, 1956, 1962; Hinton, 1967; Hefnawy, 1970; Sixl et al. 1971; Woolley, 1972; Roshdy and Hefnawy, 1973; Roshdy, 1974).

Eine andere sehr wirksame Barriere gegen evaporative Wasserverluste stellt die Arthropoden-Kutikula dar. Mellanby (1935a) wies darauf hin, daß die Dicke des Integumentes und der Grad der Sklerotisierung kein Maß für die Undurchlässigkeit sein muß. So zeigten die Larven von *Xenopsylla cheopis*, die eine extrem dünne Kutikula haben, verglichen mit den Adulten, die gleiche prozentuale Wasserverlustrate. Ramsay (1935) konnte nachweisen, daß die Wasserdurchlässigkeit der Schabenkutikula durch eine "Fett-

schicht" (fat-layer) reduziert wird. Umfangreiche Untersuchungen über die Permeabilität der Insektenkutikula führte Wigglesworth (1945) durch und kam zu dem Ergebnis, daß die Transpiration durch die Kutikula der Insekten durch eine dünne Wachsschicht auf der Außenseite der Epikutikula reduziert wird. Abrasion dieser Wachsschicht mit chemisch neutralen Stäuben, wie etwa Quarz- oder Aluminiumstaub, führte zu einem starken Anstieg der Transpirationsrate. Charakteristisch für derartige Wachsschichten ist die unvermittelt ansteigende Wasserdurchlässigkeit oberhalb einer bestimmten Temperatur, der "kritischen Temperatur" (Wigglesworth, 1945). Beament (1945) spricht von einem "Transitions-punkt", in der Annahme, daß bei der entsprechenden Transitionstemperatur ein Phasenwechsel oder eine Transition der Wachsmoleküle stattfindet.

Die Besonderheiten der epikutikularen Wachse bezüglich ihrer Permeabilität für Wasser haben zu umfangreichen Diskussionen theoretischer Modelle des molekularen Aufbaus geführt (Ramsay, 1935; Wigglesworth, 1945; Beament, 1945, 1948, 1955, 1958, 1959, 1961, 1964, 1965; Hurst, 1950; Locke, 1965; Beadle, 1974). Im wesentlichen gehen diese Modellvorstellungen von einer monomolekularen Schicht orientierter Lipidmoleküle aus, die nach Überschreiten der kritischen Temperatur ihre Anordnung ändern und somit unmittelbar oder mittelbar den Wasserdurchtritt erleichtern.

Zu fehlen scheint eine deutlich abgegrenzte Wachsschicht bei Diplopoden (Edney, 1949; Cloudsley-Thompson, 1950) und bei terrestrischen Isopoden (Edney, 1951; Bursell, 1955). Bei terrestrischen Isopoden wird nach Bursell (1955) die Wasserdurchlässigkeit der Kutikula durch eine Lipid-Imprägnierung der Endokutikula herabgesetzt.

Bei Zecken konnte bei allen diesbezüglich untersuchten Arten das Vorhandensein einer Wachsschicht bestätigt werden (Lees, 1947; Browning, 1954a; Beament, 1959; Balashov, 1960, 1963; Balashov und Filippova, 1964; Nelson and Camin, 1967; Nathanson, 1967; Hafez et al., 1970a), ebenso bei Spinnmilben (Gibbs und Morrison, 1959).

Über die Einschränkung der evaporativen Wasserverluste hinaus sind zahlreiche Arthropoden zur aktiven Aufnahme von Wasserdampf aus nicht gesättigter Luft befähigt, wie die Untersuchungen an mehr als 40 Insekten- und Milbenarten gezeigt haben. Die Entnahme von Wasserdampf aus der Luft ist jedoch nicht im gesamten Luftfeuchtebereich möglich. Die unterste Sorptionsgrenze variiert erheblich zwischen den einzelnen Arten, ist aber unter gleichen Voraussetzungen für die jeweiligen Entwicklungsstadien ein und derselben Art eine feste Größe. In der einschlägigen Literatur haben sich für die Luftfeuchtigkeit, unterhalb derer Arthropoden beständig Wasser verlieren und oberhalb derer zuvor erlittene Wasserverluste durch aktive Sorption von Wasserdampf aus der Luft ausgeglichen werden können und sich darüberhinaus ein "steady-state"-Gleichgewicht zwischen Körper-Wassergehalt und umgebender Luftfeuchtigkeit einstellt, die Begriffe "Gleichgewichts-Luftfeuchte" (Lees, 1946) bzw. "kritische Gleichgewichts-Luftfeuchte" (Knülle u. Wharton, 1964) eingebürgert. Unterste Sorptionsgrenze und kritische Gleichgewichts-Luftfeuchte müssen nicht notwendig identisch sein. So stellte Knülle (1966) fest, daß Larven von *Dermacentor andersoni*, denen zuvor experimentell ein Wasserdefizit zugefügt wurde, zwar in einzelnen Fällen hinab bis zu 40% r.F. innerhalb der ersten 24 Stunden Wasserdampf aus der Atmosphäre aufnehmen können, aber nur oberhalb von 80 - 85% r.F. ein Gleichgewicht des Körper-Wassergehaltes einstellen können. Tabelle 1 gibt einen Überblick über die Arthropodenarten bei denen bisher die Fähigkeit zur Sorption von Wasserdampf aus nicht gesättigter Atmosphäre nachgewiesen werden konnte, einschließlich der untersten Sorptionsgrenzen, die in den meisten Fällen mit den kritischen Gleichgewichtsluftfeuchten übereinstimmen. Inwieweit die Differenzen zwischen den genannten Werten wirkliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten darstellen, kann nicht in allen Fällen klar beantwortet werden. Lees (1964) konnte bei Zecken einen deutlichen Anstieg der kritischen Gleichgewichtsluftfeuchte mit zunehmendem Alter und bei vorausgegangener lokomotorischer

Art	Kritische Gleichgewichts-Luftfeuchte	Autor
Arenivaga sp. (Nymphen, Weibchen)	82% r.F.	Edney (1966)
Arenivaga sp. Männchen	keine Sorption	Edney (1966)
Chortophaga viridifasciata (Nymphen)	82% r.F.	Ludwig (1937)
Ctenolepisma terebrans (Adulte)	45 - 47,5% r.F.	Edney (1971)
Ctenolepisma longicaudata	ca. 60% r.F.	Lindsay (1940) Heeg (1967)
Gibbium psylloides (Larven)	43 - 53% r.F.	Knülle u. Spadafora (1970)
Goniodes colchici (Adulte)	50 - 60% r.F.	Williams (1971)
Lasioderma serricorne (Larven)	43% r.F.	Knülle u. Spadafora (1970)
Liposcelis bostrychophilus	ca. 60% r.F.	Knülle u. Spadafora (1969)
Liposcelis rufus	58% r.F.	Knülle u. Spadafora (1969)
Liposcelis knullei	ca. 70% r.F.	Knülle u. Spadafora (1969)
Ptinus fur (letztes Larvenstadium)	nur 93% überprüft r.F.	Knülle u. Spadafora (1970)
Tenebrio molitor (Larven)	ca. 88% r.F.	Mellanby (1932b)

Tab. 1

Art	Kritische Gleich- gewichts-Luftfeuchte	Autor
<i>Thermobia domestica</i>	45% r.F.	Beament et al. (1964) Noble-Nesbitt (1970)
<i>Xenopsylla brasiliensis</i> (Praepuppe)	50% r.F.	Edney (1947)
<i>Xenopsylla cheopis</i> (Larven)	65% r.F.	Knülle (1967)
<i>Acarus siro</i> (Adulte)	71% r.F.	Knülle (1965)
<i>Dermatophagoides farinae</i>	70% r.F.	Larson (1969)
<i>Echinolaelaps echidninus</i> (Adulte)	ca. 90% r.F.	Wharton u. Kanungo (1962)
<i>Alectorobius tholozani</i> Männchen	70% 90% r.F.	Belozero u. Seravin (1959)
<i>Amblyomma albolimbatum</i> (Nymphen, Adulte)	82 - 83,5% r.F.	Bull u. Smyth (1973)
<i>Amblyomma americanum</i> (Adulte)	ca. 85% r.F.	Sauer u. Hair (1971)
<i>Amblyomma cajennense</i> Weibchen	90 - 92% r.F.	Lees (1946, 1948)
<i>Amblyomma cajennense</i> (Larven)	80 - 85% r.F.	Knülle (1966)
<i>Amblyomma compressum</i> (Larven) (Nymphen)	ca. 80% r.F. ca. 66% r.F.	Aeschlimann (1963)
<i>Amblyomma limbatum</i> (Nymphen, Adulte)	79,5 - 82,5% r.F.	Bull u. Smyth (1973)

Tab. 1 (Forts.)

<u>Art</u>	<u>Kritische Gleichgewichts-Luftfeuchte</u>	<u>Autor</u>
Amblyomma maculatum Weibchen	88 - 90% r.F.	Lees (1946)
Aponomma hydrosauri (Nymphen, Adulte)	79,5 - 82,5% r.F.	Bull u. Smyth (1973)
Argas cooleyi (Adulte)	ca. 78% r.F.	Howell u. George (1973)
Dermacentor andersoni Weibchen	86 - 90% r.F.	Lees (1946, 1948)
Dermacentor andersoni (Larven)	80 - 85% r.F.	Knülle (1966)
Dermacentor reticulatus Weibchen	86 - 88% r.F.	Lees (1946)
Dermacentor variabilis (Larven)	80 - 85% r.F.	Knülle (1966)
Dermacentor variabilis (Adulte)	87% r.F.	McEnroe (1971)
Hyalomma asiaticum (Adulte)	80% r.F.	Balashov (1960)
Hyalomma dromedarii	ca. 75% r.F.	Hafez et al. (1970b)
Ixodes canisuga Weibchen	92 - 96% r.F.	Lees (1946)
Ixodes hexagonus Weibchen	94% r.F.	Lees (1946, 1948)
Ixodes ricinus Weibchen, Männchen	ca. 92% r.F.	Lees (1946, 1948)
Ornithodoros concanensis (Nymphen)	ca. 75% r.F.	Cook (1973)

Tab. 1 (Forts.)

Art	Kritische Gleich- gewichts-Luftfeuchte	Autor
Ornithodoros moubata (Nymphen)	82 - 90% r.F.	Lees (1946, 1948)
Ornithodoros moubata (Nymphen)	dto.	Browning (1954)
Ornithodoros savignyi (Nymphenstadien 1 u. 2)	75% r.F.	Hafez et al. (1970b)
Ornithodoros savignyi (Nymphenstadium 3, Weibchen)	84% r.F.	Hafez et al. (1970b)
Rhipicephalus appendiculatus (Larven)	ca. 70% r.F.	Londt u. Whitehead (1972)
Rhipicephalus sanguineus (Weibchen)	84 - 90% r.F.	Lees (1946)
Amblyomma hebraeum (Larven)	70% r.F.	
Boophilus decoloratus (Larven)	geschätzt aus	
Ixodes pilosus (Larven)	Überlebensraten	
Rhipicephalus simus (Larven)	im Vergleich mit	
Rhipicephalus evertsi (Larven)	Rhipicephalus appendiculatus	
Tyrophagus putrescentiae	75 - 84% r.F.	Cutcher (1973)

Tab. 1 (Forts.)

Aktivität feststellen. Leider sind in einigen der in Tab. 1 zitierten Arbeiten keine hinreichenden Angaben über Herkunft und Alter der untersuchten Individuen gemacht worden.

Die Fähigkeit, Wasserdampf aus nicht gesättigter Luft zu sorbieren konnte ausnahmslos bei allen bisher untersuchten Zeckenarten aus beiden Familien, Ixodidae und Argasidae, festgestellt werden und tritt hier offensichtlich auch in allen Entwicklungsstadien auf. Ein direkter Zusammenhang zwischen natürlichem Vorkommen und kritischer Gleichgewichtsluftfeuchte der einzelnen Arten ist bei den Ixodoidea kaum zu erkennen. Obwohl einige Zeckenarten, wie *Ixodes ricinus* nur ausgesprochen feuchte Habitate besiedeln, andere hingegen in trockenem Wüstenklima zu Hause sind, wie *Hyalomma dromedarii*, liegen die kritischen Gleichgewichtsluftfeuchten erstaunlich dicht beieinander zwischen etwa 75 und 90% r.F.

Unter den übrigen Acarina kommt Sorption von Wasserdampf bei mesostigmatischen Milben vor sowie in den Familien Tyroglyphidae und Epidermoptidae der Sarcoptiformes. Bei *Bryobia praetiosa*, einer Tetranychide, hingegen konnten Winston und Nelson (1965) in keiner Luftfeuchtigkeit Wasserdampfsorption feststellen.

Aus der Vielfalt der Insektenarten ist die Aufnahme von Wasserdampf erst bei vergleichsweise wenigen Arten der Ordnungen Thysanura, Blattaria, Psocoptera, Coleoptera und Siphonaptera beschrieben worden. Doch können wir bereits jetzt feststellen, daß Wasserdampfsorption, verbunden mit einem Netto-Wassergewinn, kein universelles Merkmal der Klasse Insecta ist. So zeigte Edney (1971), daß einer Reihe wüstenbewohnender Tenebrioniden die Fähigkeit, Wassergleichgewicht durch Sorption von Wasserdampf aus nicht gesättigter Atmosphäre zu halten, fehlt. Auch bei nahe verwandten Gattungen kann diese Fähigkeit bei der einen Art vorhanden sein, bei anderen fehlen, und sogar die Geschlechter können sich in diesem Punkte unterscheiden. Bei Schaben z.B. sind Nymphen und Adulte von *Periplaneta americana*, Nymphen von *Blatta orientalis* und adulte Männchen von *Arenivaga* sp. nicht fähig, Wasserdampf zu sorbieren, während Nymphen und Weibchen der letztgenannten Art oberhalb von 82% r.F. deut-

liche Wassergewinne zeigen (Edney, 1966).

Die Frage nach Ort und Mechanismus der Wasserdampfsorption aus nicht gesättigter Atmosphäre wird diskutiert, solange das Phänomen bekannt ist, ohne bis heute einer Lösung zugeführt worden zu sein. Eine der ersten Arbeiten, die sich mit der Frage auseinandersetzen, ist die von Mellanby (1932). Mellanby vertritt die Ansicht, daß bei Larven von *Tenebrio molitor* die Aufnahme von Wasserdampf möglicherweise durch die Stigmen und das Tracheensystem stattfindet und eng mit der sekretorischen Aktivität der Zellen im Bereich der tracheolaren Enden zusammenhängt. Belozero und Seravin (1960) schlossen sich dieser Auffassung an, nachdem sie zeigen konnten, daß das Blockieren der Stigmenöffnungen bei Männchen der Zecke *Alectorobius tholozani* die Sorption von Wasserdampf unterbindet. Einen ähnlichen Effekt stellten auch Lees (1946) und Browning (1954a) bei *Ornithodoros moubata*, sowie Hafez et al. (1970b) bei *Hyalomma dromedarii* und *Ornithodoros savignyi* fest. Diese Autoren schreiben allerdings dem Verschluß der Stigmenöffnungen nur einen mittelbaren Einfluß auf die Wasserdampfsorption zu, der durch Sauerstoffmangel (Asphyxiation) respektive Anaesthetie durch CO_2 zustande kommt. In der Tat verhindern erhöhte CO_2 -Konzentrationen in der Atemluft oberhalb bestimmter Schwellenwerte die Aufnahme von Wasserdampf, wie unter anderem in den Arbeiten von Browning (1954a), Knülle (1967), Noble-Nesbitt (1969) und Knülle u. Devine (1972) festgestellt wird.

Gegen das Tracheensystem als Ort der Wasserdampfsorption sprechen auch die Ergebnisse von Experimenten, die Lees (1946) an Weibchen von *Ixodes ricinus*, *Ixodes hexagonus* und *Amblyomma maculatum* und Bull und Smyth (1973) an Männchen von *Aponomma hydrosauri*, *Amblyomma albolimbatus* und *A. limbatum* durchführten. Keine dieser Zeckenarten wurde in der Fähigkeit, Wasserdampf aufzunehmen, durch Blockieren der Stigmen beeinträchtigt. Ferner wurde sowohl bei der Mehlmilbe, *Acarus siro*, Knülle (1965) als auch bei den Larven mehrerer Zeckenarten (Knülle, 1966; Hafez et al., 1970b; Londt und Whitehead, 1972), die alle kein Tracheensystem be-

sitzen, eindeutig Wasserdampfsorption festgestellt. Schließlich konnte Beament (1964) demonstrieren, daß innerhalb des Tracheensystems von Schaben eine relative Luftfeuchtigkeit von mindestens 99% herrscht und daß daher an dieser Stelle des Körpers kaum Wasserdampf aus Atmosphären mit weniger als 99% r.F. gewonnen werden kann.

Lees (1947) lenkte die Aufmerksamkeit auf das gesamte Integument als möglichen Aufnahmeort. Er stellte bei ixodiden Zecken fest, daß Beschädigung der äußeren Kutikula die aktive Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre so lange unterbindet, bis der Schaden wieder behoben ist. Lees schloß aus dieser Beobachtung, daß das gesamte Integument Ort der Wasserdampfsorption sein müsse und daß ein Wassergleichgewicht bei Zecken durch die sekretorische Aktivität der Epidermiszellen zustande komme.

Seither stand in nahezu allen Arbeiten über Wassergleichgewicht bei Arthropoden das Integument im Mittelpunkt der Diskussion um Ort und Mechanismus der Wasserdampfsorption. Ebenso wie Lees glaubt auch Browning (1954a), daß die Aktivität der Epidermiszellen die Sorption durch die Kutikula ermöglicht. Knülle und Wharton (1964) und Knülle (1965) folgern aus dem Fehlen eines Tracheensystems bei der Mehlmilbe *Acarus siro*, daß die Sorption nur durch die Körperdecke dieser Art erfolgen kann. Da bei *A. siro* die Sorption teilweise ähnlich wie bei einer hygroskopischen Substanz verläuft, hält es Knülle (1965) für möglich, daß der erste Schritt der Sorption durch die Kutikula zumindest teilweise ein hygroskopischer Prozeß sein könnte. Hierbei wären hydrophile Biokolloide als Sorbens in der Lage, ausreichende diffusionsdruckerniedrigende Kräfte zu erzeugen, um den Gradienten zwischen der Wasseraktivität an der Oberfläche des Tieres und den Körperflüssigkeiten zu überwinden. Die Freisetzung des Wassers aus den Kolloiden könnte durch Änderung des physiologischen Milieus erfolgen, hervorgerufen durch entsprechende Aktivitäten der Epidermiszellen. Problematisch bleibt bei diesem Modell, wie Knülle feststellt, aus welchem Grund die Diffusionsdruckerniedrigung nur körperauswärts gerichtet wirksam sein kann.

Umfangreiche Modellvorstellungen bezüglich des Wassertransportes durch die Kutikula sind in den Arbeiten von Beament (1961, 1964, 1965) und Locke (1964, 1965) anhand ultrastruktureller Befunde entwickelt worden. Beide Autoren gehen davon aus, daß das gesamte Integument in den Aufnahme-prozeß einbezogen ist, wobei insbesondere den Lipiden und den Poren der Epikutikula sowie den Epidermiszellen (Winston u. Beament, 1969) Schlüsselrollen zukommen. Beaments Modell geht davon aus, daß während der Aufnahme den wassergefüllten Mikrokapillaren der Epikutikula durch "innere Saugkräfte" ein Teil des Wassers entzogen wird. Hierdurch krümmt sich der Meniskus zum Kapillareninneren durch und erzeugt durch den Kapillar-Effekt unmittelbar oberhalb des Meniskus eine Dampfdruckerniedrigung. Gleichzeitig wird die Lipidschicht über den Kapillaren durch Absinken des Meniskus unterbrochen, sodaß Wasser aus der Luft in die Kapillarflüssigkeit aufgenommen werden kann. Lassen die "inneren Saugkräfte" nach, so steigt die Flüssigkeit in den Kapillaren an, und die Lipidschicht über den Kapillaren kann sich wieder formieren und extensive Evaporation verhindern. Ungelöst bleibt auch in diesem Modell das Problem der Freigabe des aufgenommenen Wassers aus den Kapillaren und der Transfer des Wassers in die Gewebe des Tierkörpers.

Erst im Jahre 1970 wird die gesamte Kutikula als Ort der Wasserdampfsorption in einer Arbeit von Noble-Nesbitt wieder in Zweifel gezogen. Noble-Nesbitt fand heraus, daß Occlusion der Analöffnung bei *Thermobia domestica* verhindert, daß ein zuvor experimentell herbeigeführtes Defizit des Körperwasser-gehaltes wieder ausgeglichen werden kann. Er schloß aus diesem Befund, daß der Ort der Sorption im Rektum liegen müsse. Okasha (1971, 1972, 1973) fand Hinweise darauf, daß die Wasserdampfsorption bei *Thermobia domestica* eine Volumenregulation zum Ziele hat, und stellt Noble-Nesbitts Schlußfolgerung in Frage, da möglicherweise die Applikation des Wachses Dehnungsrezeptoren des Integumentes in der Nähe der Analöffnung in Mitleidenschaft zieht. Okasha bleibt uns allerdings den Beweis schuldig, daß bei *Th. domestica* derartige Rezeptoren tatsächlich in der Nähe der Analöffnung vorhanden

sind. Bei der Zecke *Dermacentor variabilis* zeigte das Blockieren der Analöffnung keinen Einfluß auf die Wasserdampfsorption (Knülle u. Devine, 1972; McEnroe, 1972).

MATERIAL UND METHODEN

Alle für die Versuche verwandten Zeckenexemplare wurden freundlicherweise vom Institut für Veterinärparasitologie der Freien Universität Berlin zur Verfügung gestellt. Als zentrales Untersuchungsobjekt bot sich die Ixodide *Amblyomma variegatum* (Fabricius) an, deren Adulte eine beträchtliche Größe erreichen. Die Weibchen wiegen im Alter von 8 Tagen nach der Imaginalhäutung im Durchschnitt 44 mg, die Männchen 29 mg.

Ein aus Tansania eingeführter Stamm dieser Art wird im oben genannten Institut seit mehr als 5 Jahren an Kaninchen und Kälbern gezogen. *A. variegatum* ist über die gesamte Äthiopische Faunenregion verbreitet, ausgenommen den nördlichen Sudan, Teilen von Südwest-Afrika und Mozambique und der Südafrikanischen Union. Darüberhinaus ist sie nach West-Indien und auf die Kap-Verden eingeschleppt worden und hat dort Fuß gefaßt (Hoogstraal, 1956). *A. variegatum* tritt als Überträger von Q-Fieber (*Coxiella burnetii*) und Herzwasser (*Rickettsia ruminantium*) auf. Die Larven dieser Art fallen häufig auch den Menschen an und können gebietsweise zu einer regelrechten Plage werden (Hoogstraal, 1956).

Neben *A. variegatum* wurden bei einigen Experimenten zum Vergleich bzw. zur Bestätigung der gefundenen Ergebnisse auch Exemplare von *Hyalomma schulzei* (Ol.), *Hyalomma anaticum excavatum* (Koch), *Rhipicephalus bursa* (Can. et Fanz.), *Rhipicephalus pulchellus* Gerstäcker und *Boophilus decoloratus* Koch in die Untersuchungen einbezogen. Die Zecken konnten als Eigelege, vollgesogene Larven und vollgesogene Nymphen bezogen werden, so daß das Alter der im Experiment benutzten Larven, Nymphen und Adulten genau bekannt war.

Die Nymphen und Adulten, die sich aus den gesogenen Larven resp. Nymphen entwickelten, verblieben für 8 - 10 Tage nach der Häutung bei 92.5% r.F. und 25°C in den Zuchtgefäßen - pro Gefäß 50-100 Exemplare. Zur Kontrolle der Abgabe von Kot und Exkreten wurden die Tiere anschließend in saubere Einzelkäfige übertragen. Durch Absenken der Temperatur auf

20°C und Aufbewahren der Tiere in Dunkelheit konnten lokomotorische Aktivitäten nahezu vollständig unterbunden werden. Die Käfige wurden täglich kontrolliert und sofern sie Kot enthielten gegen saubere Gefäße ausgetauscht.

Die aus den Eigelegten geschlüpften Larven verblieben aus Gründen, die an späterer Stelle diskutiert werden, bis zum jeweiligen Beginn der an ihnen durchgeführten Wassergleichgewichts-Untersuchungen im Zuchtgefäß.

Für die gravimetrische Bestimmung des Wasseraustausches zwischen Zeckenkörper und Atmosphäre stellte sich bei Adulten ein Alter von 8 - 20 Wochen und bei Larven und Nymphen von etwa 6 - 12 Wochen nach der letzten Häutung als besonders vorteilhaft heraus. Während dieser Perioden trat keine Abgabe von Kot und Exkreten auf, und Gewicht und Wassergehalt, der bei Adulten im Durchschnitt 60% des Gesamtgewichtes betrug, zeigten keine signifikanten Änderungen unter konstanten Bedingungen von 20°C und 93% r.F.

Alle Experimente wurden an einzelnen Zeckenindividuen durchgeführt, die isoliert in Einzelkäfigen gehalten wurden. Die Einzelkäfige bestanden aus einem 2.5 cm langen Glasrohr mit einem Innendurchmesser von 8 mm. Die offenen Enden wurden mit Nylon-Gaze versperrt, die zwischen einem Ring aus PVC und der Innenwand der Glasröhre eingespannt war. Die Maschenweite der Gaze betrug 0.1 mm bei den Käfigen für Larven und Nymphen bzw. 1 mm bei denen für die Adulten. Als Testkammern dienten Schraubdeckel-Gläser mit einem Volumen von 1 Liter. Mit Hilfe gesättigter Salzlösungen konnten in den geschlossenen Gläsern genau definierte relative Luftfeuchtigkeiten eingestellt werden (Winston und Bates, 1960). Die Lösungen wurden mit reichlichem Bodensatz an überschüssigem ungelöstem Salz in 2 cm tiefen Petrischalen auf den Boden des Schraubglases gestellt und mit einem grobmaschigen Drahtgitter abgedeckt. Das Gitter diente als Stellfläche für die Einzelkäfige, die in etwa 3 cm Abstand senkrecht zur Oberfläche der kontrollierenden Salzlösung stehend einen optimalen Feuchteaustausch zuließen. Um ein rasches Einstellen der gewünschten Feuchtigkeit in der Testkammer insbesondere zu Beginn des Experimentes und nach der jeweiligen

Entnahme von Käfigen zu gewährleisten, war am Deckel der Schraubgläser ein kleiner Ventilator, angetrieben von einem Synchronmotor mit 250 - 300 U. p. m., angebracht.

Die Testkammern wurden in Dunkelheit bei konstanter Temperatur von 20°C in einem Thermostaten gehalten. Für die Kontrolle der Luftfeuchtigkeit in den Testkammern standen Präzisions-Haarhygrometer der Firma Lamprecht, sowie elektronische Meßelemente der Firmen Honeywell und Sina zur Verfügung. Die Feuchtigkeit in den Einzelkäfigen konnte mit Kobalt-Thiocyanat-Papier anhand einer Eichskala überprüft werden. In den Einzelkäfigen stellte sich die Luftfeuchtigkeit nach Einbringen in die Testkammern je nach Feuchte innerhalb von 1/2 - 1 Stunde auf den gewünschten Wert ein.

Die gravimetrische Bestimmung der Netto-Wassergewinne und Netto-Verluste einzelner Zeckenindividuen wurde mit einer Cahn-G2-Elektrowaage durchgeführt. Larven und Nymphen konnten im 1mg-Bereich der Waage gewogen werden mit einer Ablesegenauigkeit von 0.1 Mikrogramm. Beim Wiegen der Adulten wurde ein Teil des Körpergewichtes mit Präzisionsgewichten austariert, so daß der 10mg-Bereich der Waage mit einer Genauigkeit von einem Mikrogramm benutzt werden konnte.

Bei einer Versuchstemperatur von 20°C konnten die Tiere ohne CO₂-Anästhesie gewogen werden, da sie bei dieser Temperatur in der Regel in Ruhehaltung verharren. Adulte und Nymphen wurden zum Übertragen vom Käfig auf die Waagschale mit einer Uhrfederpinzette aus weichem Stahl an einem der Beine gegriffen. Für die Larven konnte ein weicher Pinsel benutzt werden, dessen Borsten zum Transport unter den Larvenkörper geschoben wurden. Der Wägevorgang dauerte nicht länger als eine halbe Minute pro Tier, so daß der Aufenthalt außerhalb der Testkammern auf maximal eine Minute beschränkt war.

Neben der Cahn-G2-Waage kamen zur Überprüfung der Sorption und Transpiration auch eine registrierende Waage vom Typ Cahn-RG mit angeschlossenem Beckmann-Schreiber sowie eine für laufende Ablesungen umgebaute G2-Waage zum Einsatz. Die Temperaturschwankungen um den Sollwert wurden während

des kontinuierlichen Wiegens durch Einbau der Wägekammer in einen Thermostaten kleiner als $\pm 1^{\circ}\text{C}$ gehalten. Als Probenbehälter dienten zylinder- oder tetraederförmige Käfige aus feinmaschiger Kupfergaze. Intensive Reinigung der Probenbehälter vor jedem Einsatz mit verdünnter Salzsäure und anschließendes mehrfaches Spülen mit H_2O -dest reduzierte die Adsorption von Wasser an der Gaze bzw. an daran befindlichen Schmutzpartikeln auf ein Mindestmaß und ließ die Probenbehälter innerhalb von 10 Minuten nach Beginn des Experimentes mit der jeweiligen Luftfeuchte der Testkammer ins Gleichgewicht kommen.

Zur Bestimmung des Körper-Wassergehaltes bzw. Trockengewichtes wurden die Zecken im Vakuum-Ofen bei 60°C und etwa 10^{-2} Torr bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Bei Adulten wurde zuvor, um ein leichteres Abdampfen des Wassers zu erreichen, mit einer scharfen Rasierklinge dorsal das Integument aufgeschlitzt. Eine Trocknungszeit von 24 Stunden reichte in allen Fällen zur vollständigen Extraktion des freien Körper-Wassers aus.

Pilocarpin-Injektionen wurden mit einer Hamilton-Mikroliterspritze durch die Gelenkhaut der Beine zwischen Coxa und Trochanter durchgeführt. Zum Sammeln von Speichel dienten Polyäthylen-Kapillaren mit 0,2 mm Innendurchmesser, die im Bereich der Öffnung soweit gedehnt wurden, daß sie exakt über das Rostrum der Zecken paßten.

Das Bedecken einzelner Körperregionen mit Paraffin-Wachs ließ sich mit einer zu diesem Zweck umgestalteten 20 Watt Mikroschnelllötpistole durchführen. An der Lötspitze wurde ein 3 cm langer feiner Kupferdraht befestigt, dessen Ende zu einer Schlaufe mit 1 mm Durchmesser umgebogen war. Paraffin-Wachs mit einem Schmelzpunkt von $42 - 44^{\circ}\text{C}$ wurde zu Fäden ausgezogen und an der Kupferdrahtschlaufe erwärmt, bis sich innerhalb der Schlaufe ein Tropfen flüssigen Waxes bildete. Daraufhin wurde die Heizung des Lötkolbens abgestellt und der Augenblick abgepaßt, in dem das Wachs sich gerade zu verfestigen begann. Nun konnte das Paraffin schonend in einem gleichmäßigen Film auf einzelne Regionen der Körperoberfläche aufgetragen werden. Auch bei diesen

Manipulationen wurde auf CO₂-Anästhesie verzichtet. Leb-
hafte Zeckenexemplare konnten leicht ruhig gestellt werden,
indem ihre Beine beidseitig zwischen einer Styropor-Unter-
lage und einer flach in die Unterlage eingestochenen In-
sektennadel gehalten wurden.

I. Untersuchungen über das Wassergleichgewicht ixodider Zeckenlarven

Bei ixodiden Zecken versprach insbesondere der sorgfältige Vergleich von Larven und Adulten einigen Aufschluß über den Ort des Wasseraustausches zwischen Zecke und umgebender Atmosphäre, da die Larven von Schildzecken im Gegensatz zu den Adulten kein Tracheensystem besitzen (Theodor u. Costa, 1960).

Vergleichende Untersuchungen an Larven, Nymphen und Adulten bezüglich des Wassergleichgewichtes wurden bisher nur von Hafez et al. (1970b) an *Hyalomma dromedarii* Koch durchgeführt. Aus technischen Gründen konnten die Autoren nur Gruppen von jeweils 500 Larven zusammen mit dem sie enthaltenden Käfig auf Gewichts- bzw. Wassergehaltsänderungen überprüfen. Dieses Verfahren gibt wenig Aufschluß über den Wasseraustausch des einzelnen Individuums. Zum einen stellen auf diese Weise gewonnene Daten von vornherein nur Durchschnittswerte dar, zum anderen sind die Wasserkapazitäten des Käfigmaterials und der gelegentlich abgegebenen Exkrete nur bedingt korrigierbar.

Darüberhinaus gibt es nur einige sehr allgemeine Informationen über Sorption und Transpiration ixodider Zeckenlarven in den Arbeiten von Knülle (1966) und Londt und Whitehead (1972), die sich mit dem Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Vorkommen und Lebensdauer von Zeckenlarven befassen, sowie Angaben über aktive und passive Komponenten des Wasseraustausches zwischen Zeckenlarven und umgebender Atmosphäre in der Arbeit von Knülle und Devine (1972).

Bei den eigenen Untersuchungen, die über die allgemeinen Charakteristika hinaus genauere Aufschlüsse über Sorptions- und Transpirationsverlauf sowie den möglichen Ort des Austausches erbringen sollten, wurden die Larven nach Möglichkeit ohne jegliches Fremdmaterial gewogen, zumal dies mit Hilfe der vorhandenen Cahn-Elektrowaage kein Problem darstellte.

Für die Untersuchungen standen mir Eigelege von *Hyalomma anatolicum excavatum* zur Verfügung. Die Entwicklung der Ge-

lege erfolgte in kleinen Gläsern mit 20 ml Volumen und einem Nylon-Gazeverschluss bei 25°C und 92.5% r.F. im Exsikkator. Die Larven schlüpften unter diesen Bedingungen nach 5 bis 6 Wochen. Nach weiteren 10 bis 14 Tagen war die Sklerotisierung der Kutikula abgeschlossen; die Abgabe von Kot und Exkreten hörte, von gelegentlichen Ausnahmen abgesehen, etwa 14 Tage nach dem Schlupf auf. In diesem Alter wurden die Larven für die Wasseraustausch-Experimente benutzt. Als Testgefäße dienten Glasröhrchen von 2,5 cm Länge und 0.5 cm Innendurchmesser mit einem beidseitigen Kupfergaze-Verschluss. Die Käfige enthielten jeweils eine Larve und wurden im Exsikkator bei der jeweiligen Testfeuchte und konstanter Temperatur von 25°C gehalten.

Zur Ermittlung der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte wurden Larven aus dem Zuchtgefäß zunächst einzeln im 1mg-Bereich der Elektrowaage gewogen. Im Gleichgewicht mit einer Luftfeuchtigkeit von 92.5% betrug das Durchschnittsgewicht der Larven 35 ± 4.6 Mikrogramm. Dieses Gewicht wird im folgenden der Einfachheit halber mit "Originalgewicht" bezeichnet.

Während ihres anschließenden 48-stündigen Aufenthaltes in 53% r.F. verloren die Tiere im Mittel $14.8 \pm 5.25\%$ ihres Originalgewichtes. Da die Larven während dieser Zeit keinen Kot und keine Exkrete abgaben, kann dieser Verlust als Wasserverlust angesehen werden. Das Wasserdefizit, mit dem die Tiere anschließend hohen Feuchten von 75.5, 80, 85 und 92.5% r.F. ausgesetzt wurden, ist vergleichbar mit dem, welches Knülle (1966) und Hafez et al. (1970b) in der entsprechenden Phase des Experimentes herbeiführten (siehe Tab. 2).

Abweichend von den Befunden der vorgenannten Autoren an anderen Zeckenlarven zeigten die Larven von *Hyalomma anatolicum excavatum* nach 48 Stunden in den angebotenen hohen Luftfeuchten in keinem Fall einen Netto-Wassergewinn. Vielmehr setzte sich der Wasserverlust mit sogar erhöhten Raten fort (siehe Abb. 1). Von jeweils 10 Larven überlebten die viertägige Testdauer in 92.5% r.F. nur 6 Exemplare, in 85% und 75.5% r.F. jeweils 3 und in 80% r.F. nur 1 Exemplar.

Art	Gew. Verl. während der Dessication % Orig.Gew.	Sorption u.Wasser- gleichgew. bei	Autor
<i>Dermacentor andersoni</i>	18.8%	80%, 93% r.F.	Knülle (1966)
<i>Dermacentor variabilis</i>	16.2%	85%, 93% r.F.	Knülle (1966)
<i>Amblyomma cajennense</i>	10.6%	85%, 93% r.F.	Knülle (1966)
<i>Hyalomma dromedarii</i>	19.6%	84%, 90%, 96% r.F.	Hafez et al. (1970b)

Tab. 2

Die wenigen überlebenden Tiere büßten mehr als die Hälfte ihres gesamten Körperwassers ein - dieses macht etwa 66% des Originalgewichtes aus - und starben einige Stunden später.

Daß ohne jeden Zweifel die Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre und das Halten eines Wassergleichgewichtes in Luftfeuchten oberhalb von etwa 80% auch bei Zeckenlarven eine weitverbreitete Fähigkeit darstellt, wird neben den bereits zitierten in einer Reihe weiterer Arbeiten bestätigt.

Larven von *Hyalomma savignyi* Gerv. zeigen bei Feuchten um den Sättigungswert beträchtliche Langlebigkeit (Feldman-Muhsam, 1947). Bei Larven von *Ixodes hexagonus* Leach ist, in sättigungsnahen Luftfeuchten, eine Lebensdauer von 15 Monaten zu beobachten, während sie in trockener Luft sehr schnell sterben (Arthur, 1951). Hitchcock (1955) berichtet, daß Larven von *Boophilus microplus* (Canestrini) in 90% r.F. 240 Tage überleben, aber nur 12 Tage in 70% r.F.. Larven von *Amblyomma compressum* (Macalister) überleben bei 80% r.F. geraume Zeit, während sich die Lebensdauer bei 73% r.F. stark verkürzt (Aeschlimann, 1963). Aktive Aufnahme von Wasserdampf aus Atmosphären mit relativen Feuchten oberhalb von 85% wird in der Arbeit von Knülle u. Devine (1972) für die Larven von *Dermacentor variabilis* bestätigt.

Nimmt man die eigenen Beobachtungen hinzu, daß die im Zuchtgefäß verbleibenden Larven von *Hyalomma anatolicum excavatum*, wie auch die Larven von *Rhipicephalus bursa* Can. et

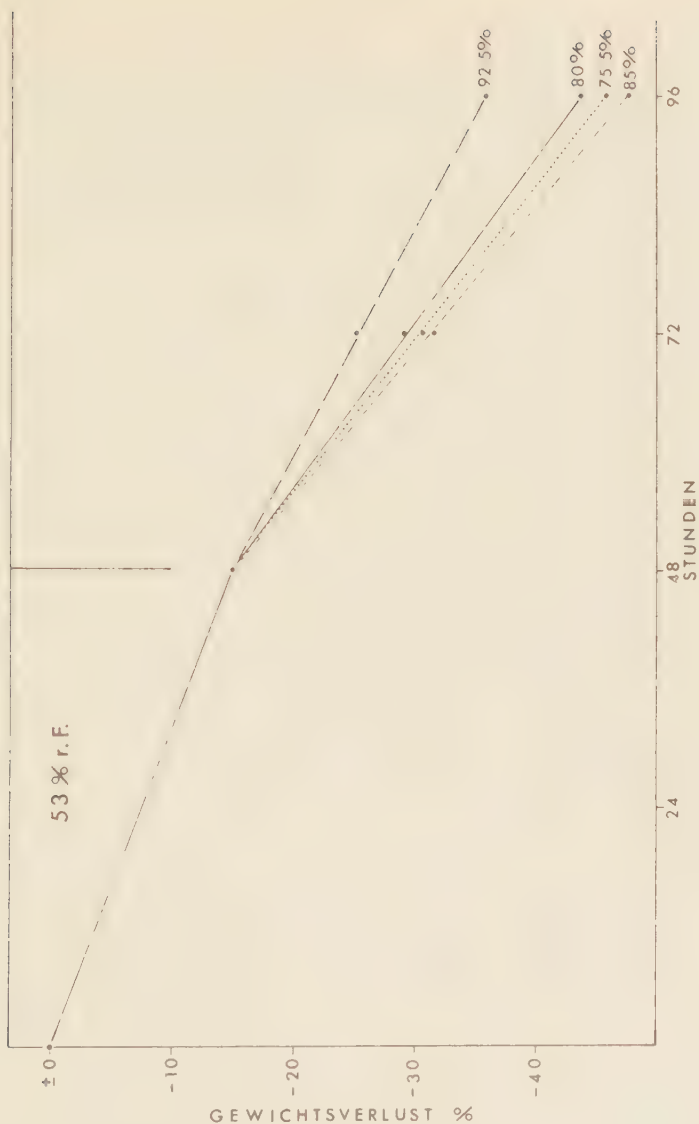


Abb.1. Mittlere Gewichtsverluste, angegeben in % Originalgewicht, von jeweils 10 *Hyalomma anatolicum excavatum* Larven in verschiedenen hohen Luftfeuchten nach vorangegangenem 48-stündigen Aufenthalt in dehydrierender Luft von 53% r.F.

Fanz, *Rhipicephalus pulchellus* Gerstäcker, *Boophilus decoloratus* (Koch) und *Amblyomma variegatum* (Fabricius) in ihren Zuchtgefäßen, bei 92,5% r.F. und 25°C für mehr als ein halbes Jahr in gutem Zustand und ohne größere Gewichtsverluste überlebten, so erschien eine gewissenhafte Überprüfung des experimentellen Vorgehens unerlässlich.

Die Kontrolle der Luftfechtigkeiten in den benutzten Exsikkatoren mit Präzisions-Haarhygrometern der Firma Lamprecht sowie mit einem elektronischen Luftfeuchte-Meßgerät der Fa. Honeywell ergab für die benutzten Salzlösungen gute Übereinstimmung mit den von Winston u. Bates (1960) gemachten Angaben. Zusätzlich wurde in den Einzelkäfigen die Luftfeuchtigkeit mit Cobalt-Thiocyanat-Papier überprüft und festgestellt, daß sich die gewünschte Luftfeuchtigkeit in den Käfigen innerhalb der erforderlichen zweistündigen Expositionszeit des Testpapiers nach Einbringen in den jeweiligen Exsikkator eingestellt hatte.

Als weitere mögliche Ursachen für die bei den Larven von *Hyalomma excavatum* beobachtete Unfähigkeit, ein zuvor erlittenes Wasserdefizit in hohen Feuchten auszugleichen und für längere Zeit Wassergleichgewicht zu halten, kamen die Handhabung der Larven beim Übertragen vom Käfig auf die Waagschale bzw. aus der Zucht in den Einzelkäfig, Art und Material der Einzelkäfige, sowie die Einzelhaltung per se in Frage.

Zur Klärung des Problems wurde auf ein Austrocknen der Larven zu Beginn der folgenden Experimente verzichtet, um eine negative Beeinflussung des Allgemeinzustandes der Tiere durch ein Körper-Wasserdefizit zu vermeiden. Die Tiere verblieben in den gleichen günstigen Bedingungen wie in der Zucht, nämlich bei hoher Luftfeuchtigkeit von 92.5% und 25°C. Insgesamt wurden über 150 Larven in einer Serie von Test-Experimenten auf Gewichtsänderungen und Überlebensdauer überprüft. Im einzelnen wurden folgende Kontrollen durchgeführt:

Um eine mögliche Irritierung der Tiere durch die Haare des bis dahin bei der Übertragung benutzten Naturborsten-

pinsels beurteilen zu können, wurde bei einer Gruppe ein Pinsel mit Nylonborsten benutzt. Lees (1948) konnte bei *Ixodes ricinus* eine starke Anziehungskraft von Schafwolle und Tierhaaren auf diese Art beobachten. In weiteren Testgruppen dienten anstelle von Pinseln Präpariernadeln, feine, rundgeschmolzene Kapillaren mit einem Schlauch zum Ansaugen, sowie eine feine Uhrfederpinzette aus sehr weichem Stahl zum Greifen der Larven an einem der Beine bei der Übertragung, da nicht auszuschließen war, daß durch die im Vergleich zu den sehr keinen Larven gewaltig wirkenden Spitzen der einzelnen Pinselhaare Schäden an der Kutikula der Larven hervorgerufen würden. Darüberhinaus trug ich beim Hantieren mit einem Teil der Exemplare Gummihandschuhe, um eine Erregung der Tiere durch die Nähe offener Hauptpartien weitgehend auszuschalten.

Anstelle von Kupfer-Gaze wurde in einer Testgruppe Nylon-Gaze zum Verschuß der Glasröhrchen benutzt; die PVC-Ringe, mit denen die Gaze an den Enden des Röhrchens gehalten wurden, wurden gegen Gummiringe ausgetauscht. Ferner kamen kleine tetraedrische Käfige zum Einsatz, die aus Kupfer- oder V₂A-Edelstahlgaze gefaltet wurden.

In allen Fällen wurde das Gewicht der Larven nach Entnahme aus dem Zuchtgefäß kontrolliert, danach erfolgte eine weitere Wägung nach frühestens 24 Stunden und spätestens 4 Tagen. In einigen Ansätzen fanden mehrere Gewichtskontrollen statt. Der Aufenthalt der Larven außerhalb der Testbedingungen während des Wiegens betrug nicht mehr als 1.5 bis 2 Minuten. Es bedarf kaum der Erwähnung, daß die Tiere in allen Fällen so schonend wie irgend möglich behandelt wurden.

Das Ergebnis aller Kontrollexperimente kann wie folgt zusammengefaßt werden:

- 1.) Keine der untersuchten Zeckenlarven lebte länger als 7 Tage.
- 2.) Bereits nach 4 1/2 Tagen waren mehr als 50% aller Larven tot (58%).
- 3.) Bei insgesamt nur 7 Individuen, die verschiedenen Testgruppen angehörten, konnte im Versuchszeitraum wenigstens

für einige Stunden Wassergleichgewicht gehalten werden bzw. vorübergehend ein leichter Wassergewinn registriert werden (siehe Abb. 2).

- 4.) Die Gewichtsverluste der übrigen Larven wiesen beträchtliche Unterschiede auf, unabhängig von der jeweiligen Handhabung. Die Verlustraten streuten zwischen knapp 1% und mehr als 20% des Originalgewichtes pro Tag.
- 5.) Für diejenigen Tiere, die insgesamt nur zweimal zur Gewichtsbestimmung aus ihrem Käfig entnommen wurden, ergab sich im Mittel eine Verlustrate von 4.8% des Originalgewichtes pro Tag (unabhängig davon, ob zwischen beiden Wägungen ein, zwei oder drei Tage lagen). Häufigeres Wiegen innerhalb von 4 Tagen führte zu Verlustraten von mehr als 10% des Originalgewichtes pro Tag.

Zur Beurteilung, ob die Einzelhaltung selbst einen negativen Effekt auf das Wassergleichgewicht der Zeckenlarven hat, wurden bis zu zehn Tiere in einem Käfig gemeinsam bei hoher Luftfeuchtigkeit gehalten; doch betrug auch hier die Überlebensdauer nicht mehr als eine Woche. Desgleichen führten weder eine Erhöhung der Temperatur auf 30°C, noch eine Verminderung auf 18°C und auch nicht die Haltung bei 97% r.F. zu einer Erhöhung der Lebensdauer im Experiment (siehe Abb. 3 - 6).

Da die Larven von *Hyalomma excavatum* unter den beschriebenen experimentellen Bedingungen kaum Anzeichen für eine Regulation des Körperwassergehaltes erkennen ließen, die gewonnenen Daten zudem außerordentlich erratisch waren, wurden die Larven von vier weiteren Schildzeckenarten, die im Institut für Veterinärparasitologie der F.U.B. verfügbar waren, auf ihr Wassergleichgewicht hin überprüft, da nicht auszuschließen war, daß die Larven von *H. excavatum* besonders heikel in der experimentellen Handhabung sind.

Larven von *Rhipicephalus pulchellus* mit einem Originalgewicht von $30.9 \pm 1.19 \mu\text{g}$ verloren in 92.5% r.F. $9.1 \pm 5.6\%$ ihres Originalgewichtes pro Tag und starben nach durchschnittlich 4 Tagen. Nur eines von insgesamt 10 Exemplaren zeigte eine geringfügige Wasseraufnahme von 1.37% des Originalgewichtes innerhalb des ersten Tages.

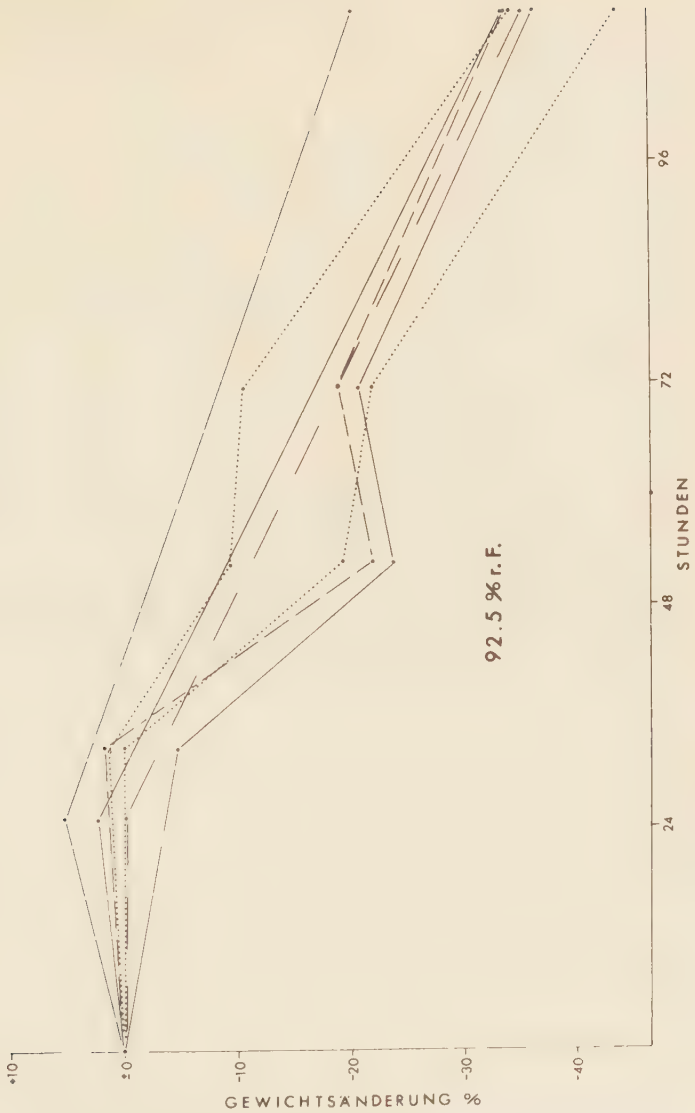


Abb. 2. Gewichtsänderungen, ausgedrückt als % Originalgewicht, 7 einzelner *Hyalomma anatolicum excavatum* Larven, die für kurze Zeit Netto-Wassergewinne in 92.5% r.F. erzielten.

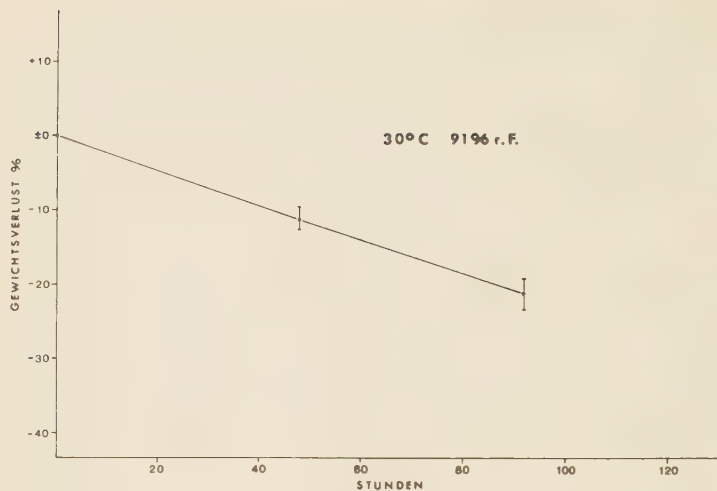


Abb. 3

Abb. 3-5. Mittlere Gewichtsänderungen, ausgedrückt als %O.G., von jeweils 10 *Hyalomma a. excavatum* Larven in den angegebenen Luftfeuchte- und Temperaturbedingungen ohne vorangegangenen Aufenthalt in niedrigen Luftfeuchtigkeiten. Die senkrechten Linien geben den Fehler des Mittelwertes an.

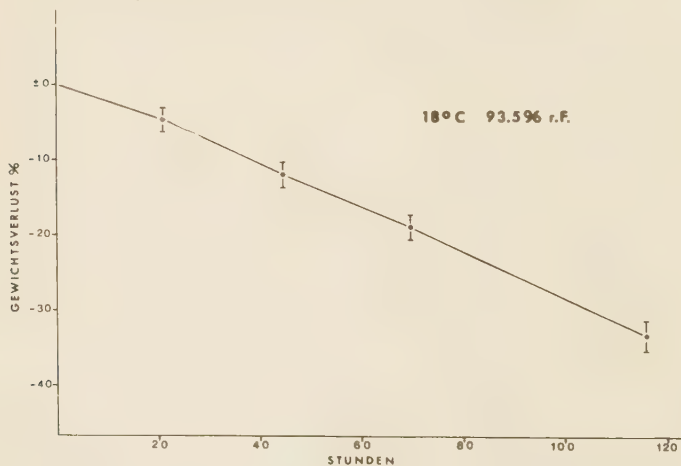


Abb. 4

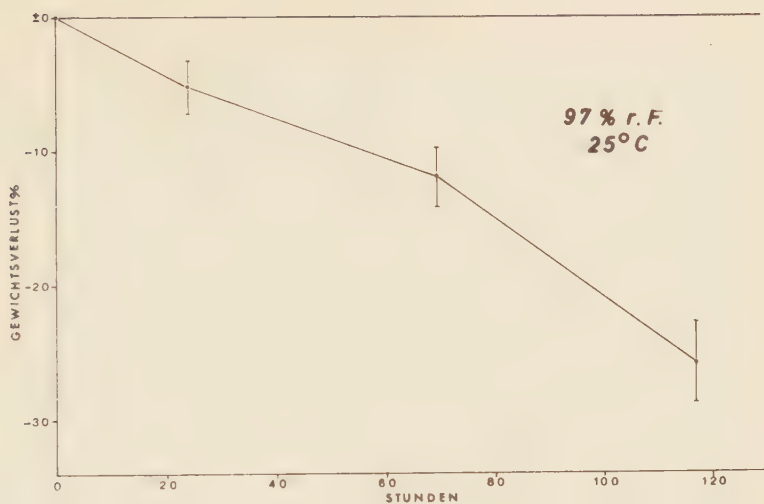


Abb. 5

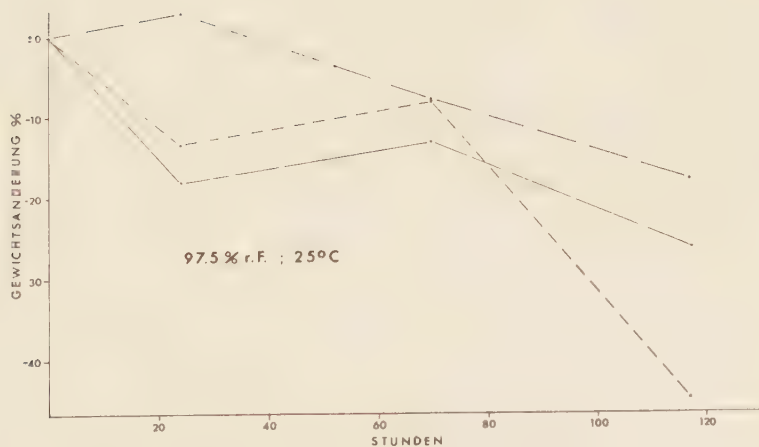


Abb. 6. Gewichtsänderungen (% Originalgewicht) 3 einzelner *Hyalomma a. excavatum* Larven, die für kurze Zeit Netto-Wassergewinne in 97% r.F. erzielten.

Larven von *Rhipicephalus bursa* mit einem Gewicht von $36.6 \pm 1.67 \mu\text{g}$ verloren in 92.5% r.F. im Durchschnitt $7.8 \pm 3.7\%$ des Originalgewichtes pro Tag und starben nach 4.5 bis 5 Tagen. Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre konnte bei keinem Exemplar festgestellt werden.

Larven von *Boophilus decoloratus* mit einem Gewicht von nur $21.8 \pm 2.1 \mu\text{g}$ verloren in 92.5% r.F. täglich $7.91 \pm 3.99\%$ ihres Originalgewichtes und starben nach 4 bis 4.5 Tagen. Ein Exemplar konnte 41 Stunden lang Gleichgewicht des Körper-Wassergehaltes aufrecht halten.

Die Larven von *Amblyomma variegatum* waren mit einem Originalgewicht von $82.6 \pm 3.7 \mu\text{g}$ erheblich schwerer als die der übrigen untersuchten Arten. Zwar verloren auch die Larven dieser Art bei 92.5% r.F. im Verlauf einer Woche etwa 9% ihres Originalgewichtes, doch war die Verlustrate mit nur $1.3 \pm 0.71\%$ pro Tag deutlich geringer als die der anderen Arten und die Tiere überlebten 3 bis 4 Wochen. Da darüberhinaus die Verlustraten weniger erratisch waren, erschien es lohnend bei den Larven dieser Art nach einer Erklärung für das Versagen der Wasseraufnahme und damit der Aufrechterhaltung eines Gleichgewichtes zu suchen.

Bringt man die Larven von *A. variegatum* aus 92.5% r.F. in eine Serie verschiedener Luftfeuchten, so können sie in keinem Fall ein Wassergleichgewicht aufrechterhalten. Vielmehr treten Verluste auf, die zwischen 92.5% und 80% r.F. mit sinkender Luftfeuchtigkeit nur geringfügig ansteigen, beginnend mit etwa 80% r.F. bis hinab zu etwa 70% r.F. aber signifikant zunehmen. Unterhalb von 70% r.F. ist die Zunahme weniger drastisch (Abb. 7).

Der s-förmige Verlauf der Wasserverlustkurve zwischen etwa 80% und 70% r.F. muß als Hinweis darauf gewertet werden, daß oberhalb von 80% r.F. aktive Regulationsmechanismen einsetzen, die zu einem deutlich eingeschränkten Netto-Wasser-verlust in diesem Bereich führen. Auffällig ist die gute Übereinstimmung dieses Wertes mit dem für ixodide Zecken allgemein gefundenen Wert für die kritische Gleichgewichts-Luftfeuchte von etwa 80% r.F. Es ist mehr als suggestiv,

daß bei den untersuchten Zeckenlarven offensichtlich durch aktive Sorption gemachte Wassergewinne durch entsprechend höhere Transpirationsraten überdeckt werden.

Die Klärung der Frage, ob es sich dabei um einen kontinuierlichen Nettoverlust handelt - als Differenz aus Bruttosorption und Bruttotranspiration - oder ob nicht zumindest für kurze Phasen Netto-Gewinne durch Wasserdampfsorption nachweisbar sind, die in anschließenden Transpirationsphasen wieder verlorengehen, setzte Gewichtsüberprüfungen in kurzen Zeitintervallen voraus. Dabei mußte vermieden werden, daß durch wiederholtes Hantieren mit den Larven während der Wiegeprozedur eine Beeinträchtigung des Wassergleichgewichtes hervorgerufen wurde, wie es zuvor bei den Larven von *Hyalomma excavatum* zu beobachten war, und wie es Knülle u. Devine (1972) für Larven von *Dermacentor variabilis* beschreiben.

Zu diesem Zweck wurde bei einer serienmäßigen Cahn-Gram-Elektrowaage die Wägekammer aus dem Chassis entfernt, erschütterungsfrei in einem Inkubator installiert und über Kabelverbindungen an die Bedienungseinheit angeschlossen. Der Boden der Wägekammer erhielt unterhalb der Probenschlinge des Waagebalkens eine Bohrung, durch die ein feiner Draht aus korrosionsfreiem Material zum Aufhängen der Probe direkt in ein Gefäß mit der gewünschten Testfeuchte geführt werden konnte. Das Probengefäß, ein 6 cm hohes Gläschen mit einem Volumen von nur 25 ml, enthielt im unteren Abschnitt die Salzlösung für die jeweilige Feuchte und war mit einem Schraubgewinde unterhalb des Wägekammerbodens befestigt. Eine Änderung der Testfeuchte durch Austausch des Probengefäßes war hierdurch in wenigen Sekunden zu bewerkstelligen.

Der auf diese Weise gestaltete Wiegeplatz ermöglichte die Bestimmung der Gewichtsänderung in kurzen Zeitintervallen, ohne daß eine Entnahme der Larven aus den Testbedingungen erforderlich war. Anstelle der Waagschalen aus

Aluminium-Folie wurden kleine Kupfergaze-Käfige benutzt, deren Größe so gering gehalten wurde, daß die Larven gerade Platz darin fanden.

Sehr detaillierte Beobachtungen des Wasseraustausches zwischen Zeckenlarven und Atmosphäre ermöglichten schließlich die kontinuierlichen Aufzeichnungen einer registrierenden Cahn-RG-Waage.

Daß das Mitwiegen des Käfigs bei der Bestimmung von Gewichtsänderungen insbesondere bei sehr kleinen Tieren mit nur wenigen μg Gewicht nicht unproblematisch ist, zeigten Kontrollversuche, in denen die Käfige ohne Larven bei verschiedenen Luftfeuchtigkeiten gewogen wurden. Bereits geringfügige Verschmutzungen des Käfigmaterials, die - wenn überhaupt - nur mit dem Mikroskop auszumachen sind, können zur Adsorption von mehreren μg Wasser in hohen Feuchten führen. Derartige Käfige kommen, einem asymptotischen Kurvenverlauf folgend, erst nach Stunden mit hohen Luftfeuchtigkeiten ins Gleichgewicht. Die im Experiment benutzten Kupfergaze-Käfige wurden zuvor mit verdünnter Salzsäure und destilliertem Wasser solange gereinigt, bis die am Käfigmaterial adsorbierte Wassermenge beim Wechsel von 0% r.F. nach 92.5% r.F. 2 μg nicht überschritt, sich darüberhinaus Gleichgewicht nach 10 bis 15 Minuten einstellte und sich diese Werte bei mehrmaliger Wiederholung ohne größere Abweichungen reproduzieren ließen.

Die Ergebnisse beider Wiegeverfahren sind in den Abb. 8 - 15 dargestellt.

Alle überprüften Larven zeigten, nachdem ihnen Wasserverluste zwischen etwa 10% bis 16% des Originalgewichtes beigebracht worden waren, Phasen aktiver Wasserdampfsorption mit Nettogewinnen. Die Aufnahme brach in der Regel ab, bevor das Originalgewicht erreicht wurde und ging in eine lang andauernde Phase kontinuierlicher Wasserverluste über. Wiederholten Desikkationsphasen folgten jeweils erneute Sorptionsphasen.

Die Verlustraten der einzelnen Larven in trockener Luft (0% r.F.) unterschieden sich bereits zu Anfang des Experimentes wesentlich (-0.24 bis -0.45 $\mu\text{g}/\text{Std.}$). Ebenso streu-

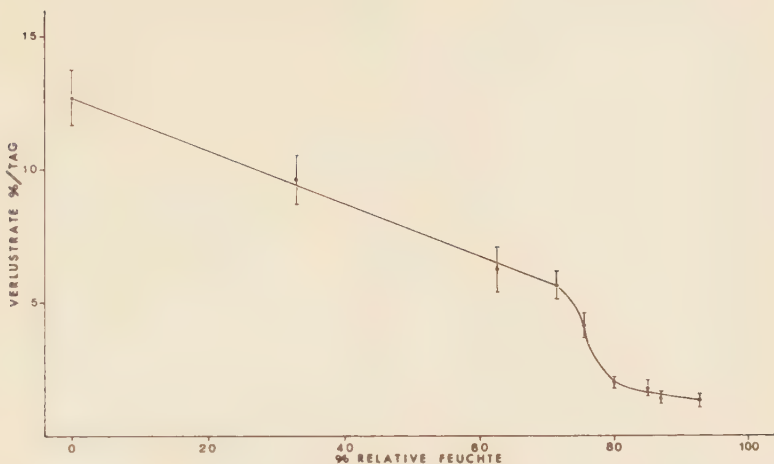


Abb. 7. Wasserverlustraten, angegeben in % O.G., von *A. variegatum* Larven in Abhängigkeit von der Luftfeuchte. Jeder Punkt stellt das Mittel aus mindestens 25 Messungen dar. Die senkrechten Linien geben den Fehler des Mittelwertes an.

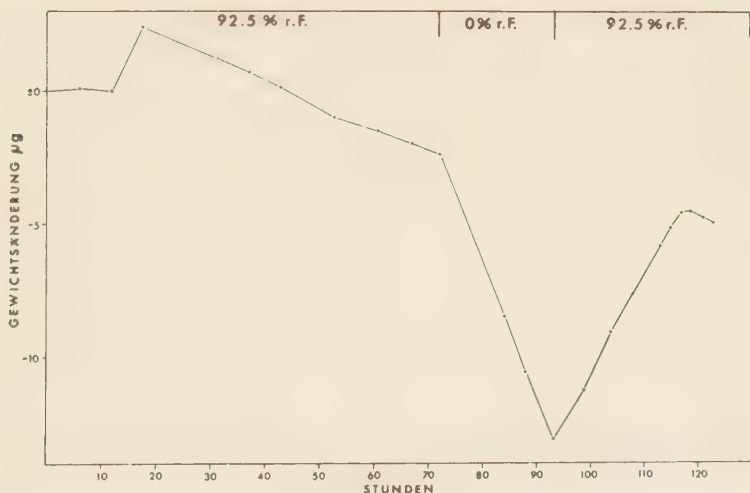


Abb. 8

Abb. 8-12. Wassergewinne- und Verluste je eines Individuums von *A. variegatum* (Larve). Die Daten wurden mit einer umgebauten Cahn-Waage gewonnen, die Gewichtsablesungen in kurzen Zeitintervallen ermöglichte.

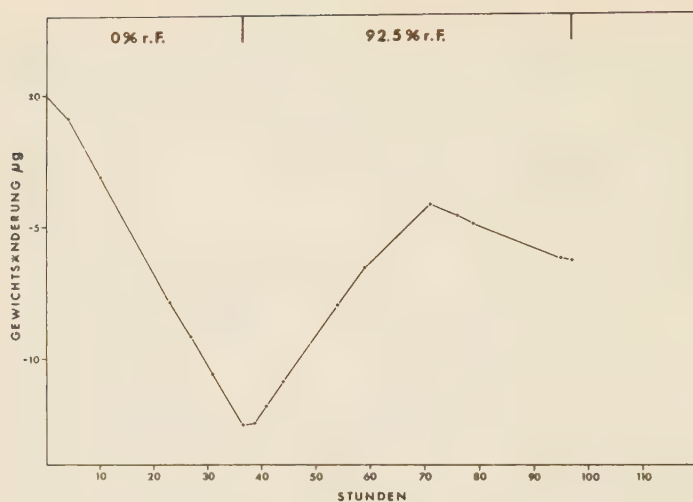


Abb. 9

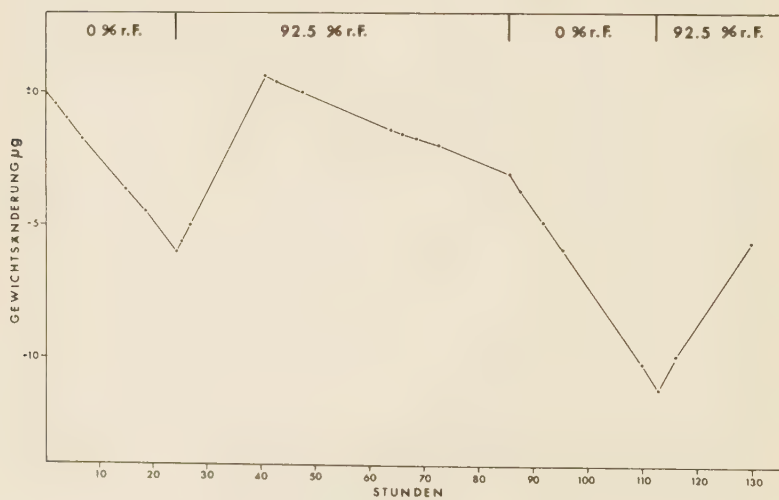


Abb. 10

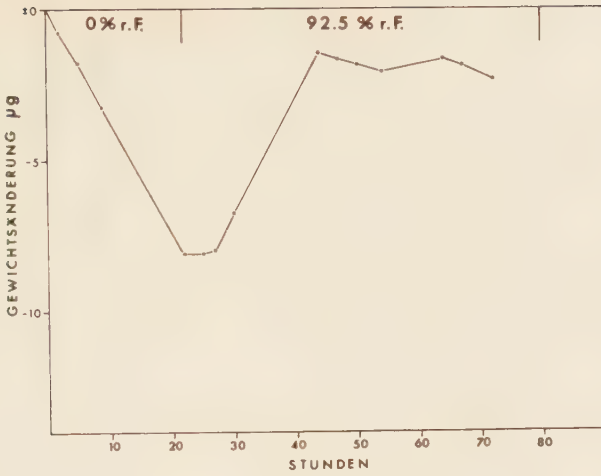


Abb. 11

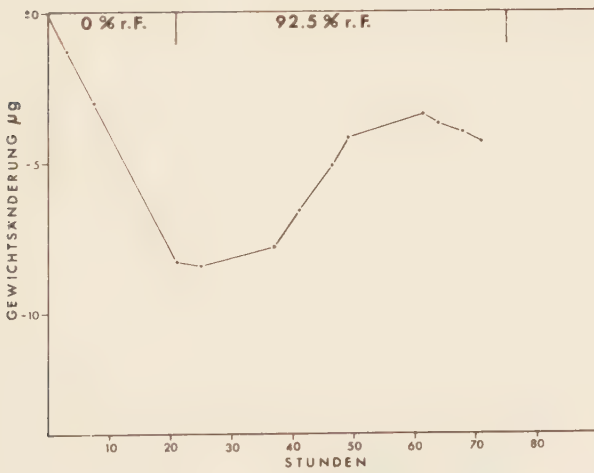


Abb. 12



Abb. 13

Abb. 13-15. Gewichtsaufzeichnungen einer registrierenden Cahn-Waage für ein Individuum von *A. variegatum* (Larve) in $0.2 \mu\text{g}$ - Schritten punktweise übertragen. Unterbrechungen in den Aufzeichnungen sind darauf zurückzuführen, daß der Schreiber während der Nachtstunden die Papierskala überschritt.

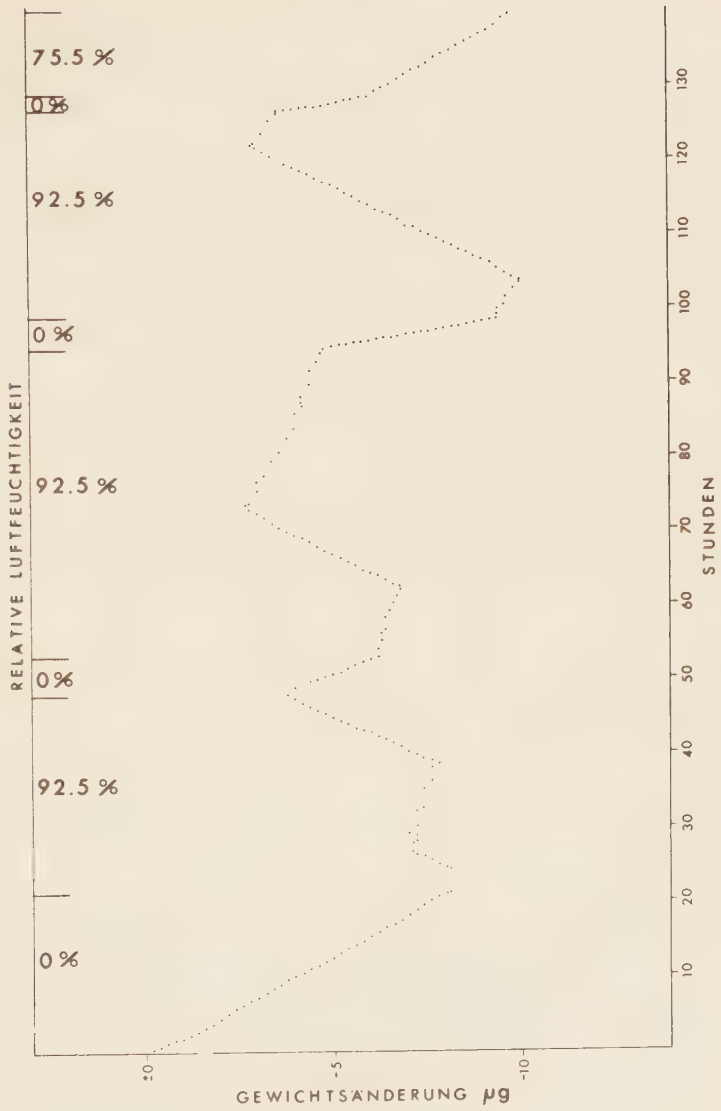


Abb. 14

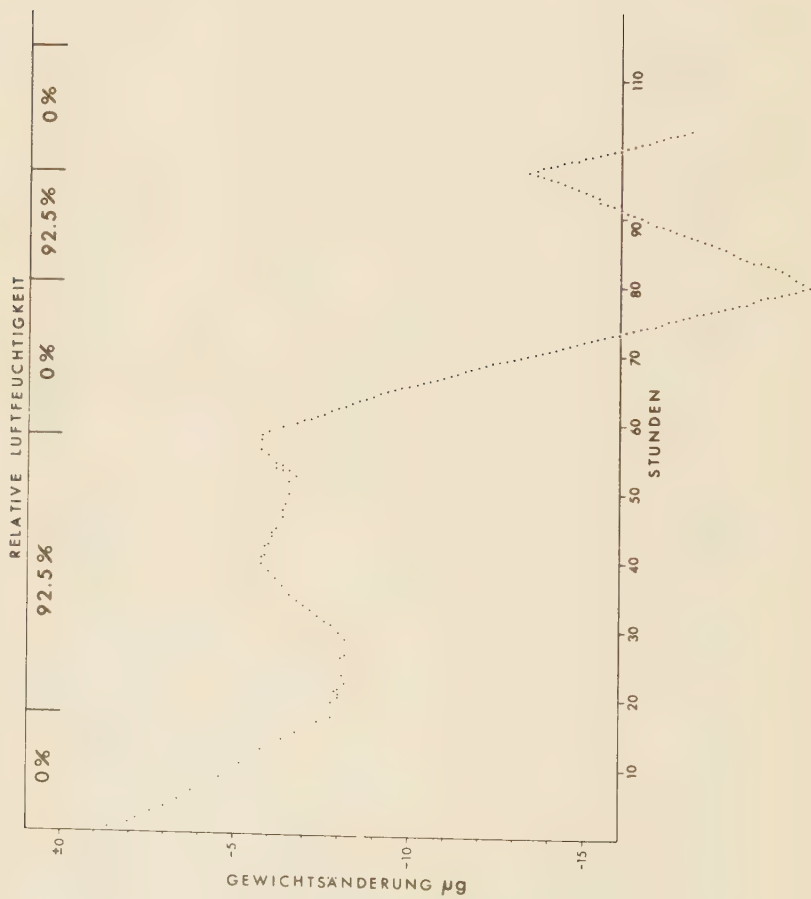


Abb. 15

ten die Netto-Sorptionraten der einzelnen Individuen erheblich und zwar zwischen $+0.22$ und $+0.49 \mu\text{g}/\text{Std.}$ Relativ eng beieinander liegen hingegen die nach Ende der Phase aktiver Sorption mit Netto-Wassergewinn beobachteten Verlustraten in 92.5% r.F. mit Werten zwischen $-0.10 \mu\text{g}/\text{Std.}$ und $-0.081 \mu\text{g}/\text{Std.}$

Auffällig ist die allgemein zu beobachtende Erhöhung der Wasserverluste in trockener Luft bei ein und demselben Individuum mit zunehmendem Aufenthalt unter experimentellen Bedingungen wie die folgenden Beispiele zeigen:

Beispiel	Länge des Aufenthaltes im Experiment	Verlustrate $\mu\text{g}/\text{Std}$
1	0 - 24 Std	-0.24
	86 - 103 Std	-0.30
2	0 - 41 Std	-0.37
	127 - 140 Std	-0.66
3	0 - 17 Std	-0.45
	58 - 80 Std	-0.70
	98 - 103 Std	-0.75
4	0 - 21 Std	-0.38
	48 - 53 Std	-0.48
	94 - 98 Std	-1.12
	126 - 128 Std.	-1.10

Im Extremfall stieg die Verlustrate von $-0.38 \mu\text{g}/\text{Std}$ innerhalb der ersten 21 Stunden auf $-1.12 \mu\text{g}/\text{Std}$ nach 94 - 98 Stunden.

Da die zunehmende Wasserverlustrate nicht mit Stigmen-regulationen in Zusammenhang stehen kann - ein Tracheen-system fehlt den Larven - und da außerdem der Sorptions-mechanismus während der gesamten Dauer des Experimentes arbeitete (siehe Abb. 8, 10, 14, 15), schien es naheliegend, die Ursache für die zunehmenden evaporativen Wasserverluste mit Schädigungen der Epikutikula in Zusammenhang zu bringen.

Mit Hilfe eines Stereomikroskopes ließen sich an der Kutikula von mehr als 100 Larven, die 4 - 5 Tage unter experimentellen Bedingungen in Einzelkäfigen verbracht hatten, keine Schäden an der Kutikula feststellen.

Beobachtungen des Verhaltens der Larven während ihres Aufenthaltes in den als Einzelkäfige dienenden Glasröhrchen ergaben eine verbreitete Tendenz der Tiere, sich in den Einzelkäfigen in kleinste Spalten zwischen Glaswand und Gaze-Verschluß zu drängen. Nach zwei bis drei Tagen waren an der Innenwand der Glasröhrchen insbesondere in der Nähe der Gaze-Verschlüsse deutliche Spuren fettartigen Materials von Vaseline-ähnlicher Konsistenz festzustellen. Dieses farblose, transparente Material ließ keine Verwechslung mit den in einigen Fällen auftretenden Exkreten der Larven zu.

Ferner stellte sich bei den Beobachtungen der Larven in den Glasröhrchen heraus, daß die Tiere einige Mühe hatten, wieder in die normale Position zu kommen, wenn sie gelegentlich auf den Rücken fielen. Zwischen Dorsum und Glaswand war in diesen Fällen ein großflächiger, lückenloser Film zu erkennen, der offensichtlich zu erheblichen Adhäsionskräften führte.

Zusammenfassung und Diskussion

Bei den Larven von 5 verschiedenen Ixodiden-Arten brachte die in fast allen bisherigen Arbeiten über Wassergleichgewicht bei Arthropoden benutzte Methode der punktuellen gravimetrischen Bestimmung der Netto-Austauschraten in angemessenen Zeitintervallen keine überzeugenden Ergebnisse. Obwohl die Larven in ihren Zuchtgefäßen für Monate überlebten, verkürzte sich ihre Lebendauer bei der Haltung in Einzelkäfigen aus verschiedenen Materialien unter den gleichen günstigen Luftfeuchte- und Temperaturbedingungen wie in der Zucht drastisch auf 1 bis 3 Wochen.

Die bei allen bisher untersuchten Zeckenarten - meist Adulte oder Nymphen - übereinstimmend festgestellte Fähigkeit, zuvor erlittene evaporative Wasserverluste durch Sorption von Wasserdampf aus Atmosphären mit relativen Luftfeuchtigkeiten von mehr als 80% ausgleichen zu können, war mit dieser Methode nicht allgemein nachweisbar. Erst der Einsatz zweier Waagen-Systeme, die kurzfristige Gewichtskontrollen der Larven ohne Entnahme der Tiere aus den

Testbedingungen ermöglichten, zeigte bei Larven von *A. variegatum* eindeutig die Fähigkeit zur Aufnahme von Wasserdampf aus nicht gesättigter Luft. Die aufgenommene Wassermenge reichte in der Regel nicht aus, das Originalgewicht wieder herzustellen, sodaß insgesamt auch in hoher Luftfeuchtigkeit, ein allmählicher Wasserverlust resultierte.

Die Verlustraten in trockener Luft nahmen mit zunehmender Dauer der Experimente allgemein, z.T. erheblich, zu.

Spuren fettähnlichen Materials wurden von den Larven an den Wänden der Käfige hinterlassen, insbesondere in der Nähe der Gaze-Verschlüsse.

Die Ergebnisse zeigen deutlich, daß es bei Larven ixodider Zecken leicht zu Störungen des Wassergleichgewichtes kommen kann, selbst wenn Luftfeuchtigkeit und Temperatur im günstigen Bereich liegen. Knülle u. Devine (1972) beobachteten bei Larven von *Dermacentor variabilis*, daß wiederholtes Hantieren mit den Larven zu einem allmählichen Abwärtstrend des Gleichgewichts-Gewichtes führte. Der Befund kann bei den in dieser Arbeit untersuchten Arten bestätigt werden. Die Überprüfung sehr verschiedener Methoden beim Umsetzen der Larven während der Experimente spricht allerdings gegen eine unmittelbare Beeinträchtigung des Wassergleichgewichtes als Folge etwaiger mechanischer Beschädigungen der Tiere durch das Hantieren. Zudem zeigten auch die Exemplare, die während des Wiegens ohne jede Störung in den Testbedingungen blieben, verglichen mit den Tieren im Zuchtgefäß ungewöhnliche Gewichtsverluste.

Allmähliche aber stetige Gewichtsverluste, ohne erkennbaren Grund, stellten auch Londt u. Whitehead (1972) bei Larven von *Rhipicephalus appendiculatus* fest, nachdem diese eir zuvor in trockener Luft erlittenes Wasserdefizit durch Sorption von Wasserdampf in 92.5% r.F. ausgleichen konnten. Die genannten Autoren benutzten, ähnlich wie in der vorliegenden Arbeit, kleine Glasröhrchen mit beidseitigem Nylon-Gaze-Verschluß als Testkäfige, in die jeweils größere Gruppen von Larven eingefüllt wurden. Gewichtsbestimmungen erfolgten ohne Entnahme der Larven durch

Wiegen der Tiere mitsamt Käfig. Londt u. Whitehead berichten darüberhinaus, daß Larven von *Ixodes pilosus* nur äußerst schwierig in Inkubatoren zu halten waren und daher aus Freiland-Fängen für die Experimente beschafft werden mußten.

Die an den Käfigwänden hinterlassenen Spuren fettähnlichen Materials lassen es sehr wahrscheinlich erscheinen, daß es während der Einzelhaltung der Larven in den Käfigen zu Schäden an der Epikutikula kommt. Insbesondere die beobachtete Neigung der Larven, sich in Winkel und kleinste Spalträume am Verschluß der Käfige zu drängen, und das verstärkte Auftreten der "Fett"-Spuren an diesen Stellen läßt kaum Zweifel daran, daß es sich dabei um Material der epikutikularen Wachsschicht handelt, welches am Käfigmaterial haften bleibt.

Daß der Epikutikula von Schildzecken außen eine Wachsschicht aufgelagert ist, wurde in einer Reihe von Untersuchungen nachgewiesen (siehe Seite 6). Die große Bedeutung für die Wasserundurchlässigkeit der Zeckenkutikula ist insbesondere in den Arbeiten von Lees (1946, 1947, 1948) und Hafez et al. (1970a) diskutiert worden.

Eine zusätzliche Zementschicht, wie sie bei einer Reihe von Insekten, wie z.B. *Rhodnius* (Wigglesworth, 1947), als mechanischer Schutz der Wachsschicht außen aufgelagert ist, konnte bei ixodiden Zecken nicht festgestellt werden. Während Lees (1947) bei argasiden Zecken eine Zementschicht sowohl in lichtmikroskopischen Paraffin-Schnitten vorführen als auch durch den Einsatz wachslösender Mittel, wie Chloroform, nachweisen konnte, ergaben entsprechende Experimente mit Ixodiden keinerlei Hinweis auf das Vorkommen einer derartigen Schutzschicht. Hafez et al. (1970a) hingegen postulieren auf Grund von Permeabilitäts-Untersuchungen nach Behandlung der Epikutikula von Nymphen und Adulten der Ixodiden *Hyalomma dromedarii* mit Chloroform das Vorhandensein einer schützenden Zementschicht bei dieser Art. In Übereinstimmung mit den Befunden von Lees (1947) gaben sowohl die elektronenmikroskopischen Arbeiten von Nathanson (1967) über die Feinstruktur des Integumen-

tes von *Haemaphysalis leporispalustris* als auch die von Beadle (1974) über die Feinstruktur des Integumentes von *Boophilus decoloratus* und *B. microplus* keinerlei Hinweis auf eine Zementschicht in der Kutikula dieser Arten.

Zu natürlichen Abrasions-Erscheinungen an der Epikutikula kommt es bei bodenbewohnenden Insektenlarven. Wigglesworth (1945) fand eine klare Beziehung zwischen der Höhe der Wasserverluste und dem Umfang der durch Bodenpartikel hervorgerufenen Kratzspuren an der Kutikula der Larven von *Agriotes*. Eine erhöhte Permeabilität der Kutikula für Wasser stellten Lees (1947) und Hafez et al. (1970a) nach Reiben des Integumentes mit chemisch neutralen, abrasiven Stäuben bei Ixodiden fest.

Die Natur der kutikularen Lipide ist offensichtlich bei den einzelnen Ixodiden-Arten recht unterschiedlich. Die kritische Temperatur bewegt sich zwischen 32°C bei *I. ricinus* und 45°C bei *H. savignyi* (Lees, 1947). Höhere Werte wurden bei *H. asiaticum* mit 52°C (Balashov, 1960) und bei *H. dromedarii* mit 52°C (Hafez et al., 1970a) festgestellt. Davis (1974) konnte bei *Haemaphysalis leporispalustris* einen ständigen Umbau der kutikularen Lipide während und nach dem Saugakt nachweisen, der mit Änderungen der kritischen Temperatur verbunden war.

Die Deutung des an den Wänden der Einzelkäfige gefundenen "Fett"-Materials als Bestandteil der epikutikularen Wachsschicht der Zeckenlarven würde sowohl den erratischen Charakter der Verlustraten der Larven bei konstanter Luftfeuchtigkeit und Temperatur als auch die allgemeine Erhöhung der Wasserverluste mit der Länge des Aufenthaltes in den Einzelkäfigen erklären können.

Je nach individuellem Verhalten der einzelnen Larven ist ein unterschiedlicher Grad der Schädigung der Kutikula durch Reiben am Käfigmaterial zu erwarten, was entsprechend unterschiedliche Verlustraten nach sich zieht. Der beobachtete Effekt, daß wiederholtes Hantieren mit den Larven zu verstärkten Wasserverlusten führt, kann mit der erhöhten Aktivität der Tiere im Anschluß daran erklärt werden, wobei es verstärkt zu Abschürfungen des Wachsmaterials kommen kann.

Im Gegensatz zu ihrem Aufenthalt in den Einzelkäfigen kommen die Larven in den Zuchtgefäßen, die mehrere Tausend Individuen enthalten, relativ wenig mit dem Gefäßmaterial in Berührung, da sie hier zumeist in großen Trauben am Gazeverschuß oder am Boden der Gefäße zu finden sind.

In der Natur werden Zeckenlarven häufig in einiger Höhe über dem Boden in der Krautschicht in Erwartung vorbeikommender geeigneter Wirtstiere angetroffen (Londt u. Whitehead, 1972). Im Tagesverlauf kommt es dabei zu Vertikalwanderungen, die im Zusammenhang mit dem Aufsuchen günstiger mikroklimatischer Bedingungen gesehen werden (Lees u. Milne, 1951; Londt u. Whitehead, 1972). Die Wahrscheinlichkeit, daß es bei diesen Wanderungen auf freistehenden Stengeln und Grashalmen zu Abrasionserscheinungen an der Kutikula kommt, wie sie in allseitig geschlossenen Käfigen gut vorstellbar sind, ist gering.

Es bedarf weiterer sehr sorgfältiger Untersuchungen, um die Frage nach den Ursachen des gestörten Wassergleichgewichtes ixodider Zeckenlarven während der Haltung und Handhabung im Experiment eindeutig beantworten zu können.

Die geschilderten Erfahrungen mit den Larven ixodider Zecken lassen eine kritische Analyse des experimentellen Vorgehens und die Überprüfung anderer Faktoren als Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf das Wassergleichgewicht von Arthropoden insbesondere in den Fällen sehr ratsam erscheinen, wo mit erprobten Methoden Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre nicht nachgewiesen werden konnte.

II. Untersuchungen über das Wassergleichgewicht Adulter von *Amblyomma variegatum*

1. Charakteristika und Regulation des Wassergleichgewichtes

Im Gegensatz zu den Larven konnten die Adulten von *A. variegatum* ohne Schwierigkeiten in Einzelkäfigen gehalten werden. Dort, wie in den Zuchtgefäßen, überlebten sie ohne Nahrungsaufnahme bei 93.5% r.F. und 20°C für mehr als ein Jahr in guter Verfassung.

In den ersten 10 bis 14 Tagen nach der Häutung zu Adulten vollzieht sich die Sklerotisierung der Kutikula. Während dieser Phase geben die Tiere große Mengen feuchten dunkel-braun bis schwarz gefärbten Kots von breiiger Konsistenz ab. Um Schädigungen des Integumentes zu vermeiden, wurden Gewichtskontrollen während dieser Zeit nicht durchgeführt.

Im Verlauf der anschließenden 4 bis 5 Wochen kommt es wiederholt zur Eliminierung von weißen Exkreten, die überwiegend aus Guanin bestehen (Balashov, 1968). Das Guanin tritt als dickflüssige weiße Aufschwemmung aus der Analöffnung aus und trocknet in wenigen Minuten zu einer Kugel von 1 bis 2 mm Durchmesser, die von der Zecke durch Abstreichen an der jeweiligen Unterlage von der Analöffnung entfernt wird. Während dieser "Exkretionsphase" verringert sich das Gewicht der Weibchen von durchschnittlich 43.6 mg um 27% auf 31.8 mg, das der Männchen von durchschnittlich 28.8 mg um 20% auf 23 mg. Parallel dazu ist ein Anstieg des Körperwassergehaltes der Zecken festzustellen. Im Alter von 14 Tagen, nach Abschluß der Sklerotisierung, liegt der Wassergehalt der Männchen mit 57% signifikant niedriger als der der Weibchen mit 59% ($P < 0.1\%$). Sechs Wochen später, am Ende der Exkretionsphase, unterscheiden sich die Wassergehalte von Männchen ($60.3 \pm 0.99\%$) und Weibchen ($60.2 \pm 0.73\%$) nicht mehr voneinander (vergl. Tab. 3).

Alter		8 - 14 Tage	8 - 10 Wochen	20 Wochen
Gesamtgewicht bei 93.5% r.F. mg	Weibchen	43.606 $\pm$ 3.80	31.771 $\pm$ 3.96	30.225 $\pm$ 4.29
	Männchen	28.824 $\pm$ 3.17	22.972 $\pm$ 2.28	22.079 $\pm$ 3.29
Trocken- gewicht mg	Weibchen	17.888 $\pm$ 1.59	12.637 $\pm$ 1.54	11.890 $\pm$ 1.82
	Männchen	12.392 $\pm$ 1.34	9.114 $\pm$ 0.96	8.618 $\pm$ 1.18
Wasser- gehalt mg	Weibchen	25.719 $\pm$ 2.27	19.134 $\pm$ 2.45	18.335 $\pm$ 2.58
	Männchen	16.381 $\pm$ 1.80	13.857 $\pm$ 1.36	13.461 $\pm$ 2.13
Wasser- gehalt % Gesamt- gewicht	Weibchen	58.98 $\pm$ 1.00	60.19 $\pm$ 0.73	60.70 $\pm$ 1.57
	Männchen	57.00 $\pm$ 0.84	60.34 $\pm$ 0.99	60.89 $\pm$ 0.86

Tab. 3

An den Gewichtsverlusten während der Exkretionsphase hat die Trockensubstanz einen erheblichen Anteil. Weibchen verlieren in dieser Zeit 29.4% ihrer Trockensubstanz bei 25.6% Wassereinbußen. Bei den Männchen sind die Wasserverluste mit nur 15.4% sogar erheblich niedriger als die Trockensubstanz-Verluste mit 26.5%.

Es ist nicht auszuschließen, daß ein Teil des durch Exkretion verlorengegangenen Wassers durch aktive Sorption von Wasserdampf aus der Atmosphäre kompensiert wird. In jedem Falle spiegelt sich in diesen Zahlen der Vorzug des Guanins gegenüber anderen Stickstoff-Exkreten für Tiere, die in einer ständigen Wassermangelsituation leben, wieder. Auf Grund der geringen Löslichkeit des Guanins in Wasser kann diese Substanz im Harn, ohne physiologische Schädigungen des Organismus hervorzurufen, hoch konzentriert werden und mit vergleichsweise sehr geringen Wassermengen eliminiert werden.

Von der 8. bis 10. Woche nach der Imaginalhäutung an bis zum Tod der Zecken unterbleibt die Abgabe von Exkreten, von sehr seltenen Ausnahmen abgesehen, völlig. Präparationen zeigten, daß sich in dieser Zeit große Mengen Guanins in der Rectalblase ansammeln, sodaß die Rectalblase schließlich bei alten Tieren in vielen Fällen mehr als die Hälfte des Haemo-coels ausfüllt.

Bis zum Alter von 20 Wochen treten nur geringe Gewichtsverluste auf, wobei sich das mittlere Gewicht 20 Wochen alter Tiere von dem der 8 bis 10 Wochen alten nicht signifikant unterscheidet. Der Körperwassergehalt erhöht sich in beiden Geschlechtern um rund 0.5%. Von den Weibchen werden während dieser Zeit durchschnittlich 747 μg d.h. 5.9% der Trockensubstanz, von den Männchen 496 μg d.h. 5.4% der Trockensubstanz in Stoffwechselprozessen metabolisiert. Unter der Annahme, daß es sich dabei um vollständig oxidativen Abbau von Fetten handelt - Lees (1964) stellte fest, daß Lipide und Lipoproteine offensichtlich die einzigen Speicherstoffe hungernder Zecken sind - würden die Weibchen etwa 800 μg , die Männchen etwa 530 μg metabolischen Wassers produzieren. Mit Wasserverlusten von 799 μg reduzieren die Weibchen im gleichen Zeitraum ihr Körperwasser exakt um den

Betrag, der zuvor in metabolischen Prozessen maximal gewonnen werden konnte. Bei den Männchen sind die Wasserverluste mit 396 μg , wie schon zuvor in der Exkretionsphase, geringer (vergl. Tab.3).

Wie die zuvor geschilderten Untersuchungen zeigen, können hungernde Adulte von *A. variegatum*, wie zahlreiche andere Arten ixodider und argasider Zecken, in hohen Luftfeuchtigkeiten über Wochen und Monate Wassergleichgewicht halten, während einige andere Arthropoden wie die Mehlmilbe *Acarus siro* (Knülle, 1965), die Larven des Tabackkäfers, *Lasioderma serricorne*, (Knülle und Spadafora, 1970) und die Larven des Rattenflohs, *Xenopsylla cheopis*, (Knülle, 1967) ohne Nahrungsaufnahme nur für wenige Stunden dazu befähigt sind. *A. variegatum* erschien daher gut geeignet für Untersuchungen über die Art und Weise, mit der in hohen Luftfeuchtigkeiten Wassergleichgewicht gehalten wird.

Wassergleichgewicht ist einerseits als Resultat einer kontinuierlichen Kompensation der evaporativen Wasserverluste durch die aktive Aufnahme von Wasserdampf vorstellbar. Andererseits könnte es auch durch diskontinuierliche Wasserdampf-Aufnahme zustandekommen, indem der Aufnahmemechanismus nur jeweils dann in Aktion tritt, wenn die Wasserverluste einen bestimmten Schwellenwert erreicht haben.

Um erste Anhaltspunkte über die Dynamik des Wassergleichgewichtes ixodider Zecken zu gewinnen, wurden die Gewichtsänderungen einzelner Adulte von *A. variegatum* in hoher Luftfeuchtigkeit (93.5% r.F.) über einen Zeitraum von 7 Wochen in Abständen von 2 Tagen überprüft. Gewichtskontrollen in kürzeren Zeitintervallen erschienen wenig sinnvoll, da bei häufigerer Entnahme der Tiere aus den Testbedingungen verstärkt mit Störungen des natürlichen Wassergleichgewichtes durch das experimentelle Verfahren zu rechnen ist.

Die im Experiment benutzten Zecken waren zuvor von der Häutung zu Adulten an bis zum Ende der Exkretionsphase im Alter von 10 Wochen konstant in 93.5% r.F. bei 20°C gehalten worden und waren folglich mit hoher Luftfeuchtigkeit im Gleichgewicht. Am Ende der siebenwöchigen Testperiode wurde

der Körperwassergehalt aller Individuen durch Trocknen bis zur Gewichtskonstanz bestimmt.

Auf Grund der niedrigen metabolischen Rate der Zecken von nur durchschnittlich 0.03% des Körpergewichtes pro Tag und der Konstanz des mittleren prozentualen Körperwassergehaltes während des Untersuchungszeitraumes (s.o.) können Änderungen des Körpergewichtes eindeutig mit Änderungen des Wassergleichgewichtes durch Sorption bzw. Transpiration von Wasserdampf gleichgesetzt werden.

In den Abb. 16 - 18 sind die Abweichungen des Körperwassergehaltes zehn einzelner Individuen vom mittleren Körperwassergehalt dargestellt. Der mittlere Wassergehalt wurde rechnerisch aus dem mittleren Gewicht während des Untersuchungszeitraumes und dem Wassergehalt am Ende des Experimentes für jedes einzelne Individuum bestimmt.

Aus den Darstellungen wird deutlich, daß der Gleichgewichtswassergehalt bei Adulten von *A. variegatum* in hoher Luftfeuchtigkeit über längere Zeiträume keine konstante Größe ist. Vielmehr wechseln längere Phasen von 8 bis 14 Tagen, in denen leichte Wasserverluste zu beobachten sind mit vergleichsweise kürzeren Aufnahmephasen von 2 bis 6 Tagen ab. Insgesamt schwanken die Wassergehalte dabei zwischen etwa +2% und -2% um den mittleren Wassergehalt. Die Wassergehaltsänderungen lassen dabei weder bezgl. des zeitlichen Verlaufs noch bezgl. der Amplitude der Schwankungen ein deutliches Muster erkennen. Die Verluste belaufen sich auf durchschnittlich 0.31% des mittleren Wassergehaltes pro Tag. Die Gewinne sind mit 0.66% pro Tag etwa doppelt so hoch wie die Verluste. Bei einigen Exemplaren nehmen sowohl die Verlusten als auch die Aufnahmeraten mit zunehmendem Alter ab. Ein fester unterer Schwellenwert des Wassergehaltes, der erreicht werden müßte, bevor der Aufnahmeprozeß in Gang kommt, kann bei keinem der untersuchten Individuen festgestellt werden. Auch ist die Höhe des Wassergehaltes, bei der der Aufnahmemechanismus abgestellt wird, unterschiedlich.

Da trotz der relativ langen Intervalle von 2 Tagen zwischen je zwei Wägungen nicht auszuschließen war, daß die beobachteten Schwankungen des Gleichgewichts-Wassergehaltes

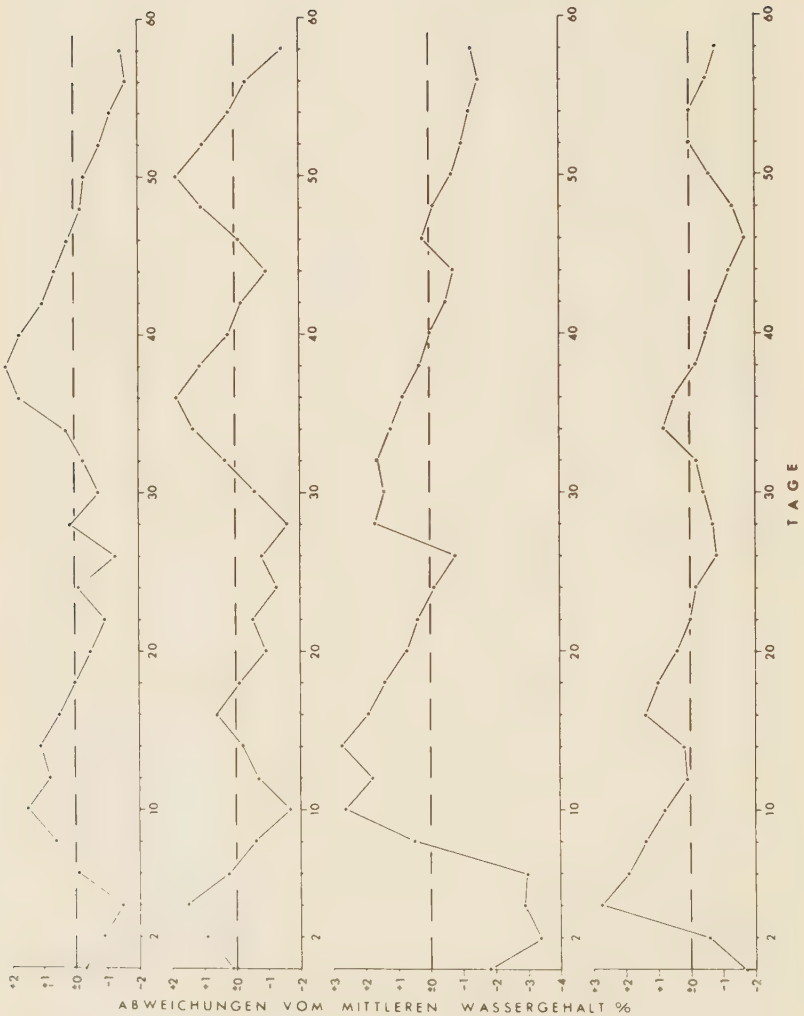


Abb. 16

Abb. 16-18. Prozentuale Abweichungen des Körperwassergehaltes 10 einzelner *A. variegatum* Individuen (Adulte) vom mittleren Wassergehalt über einen Zeitraum von 8-9 Wochen.



Abb. 17

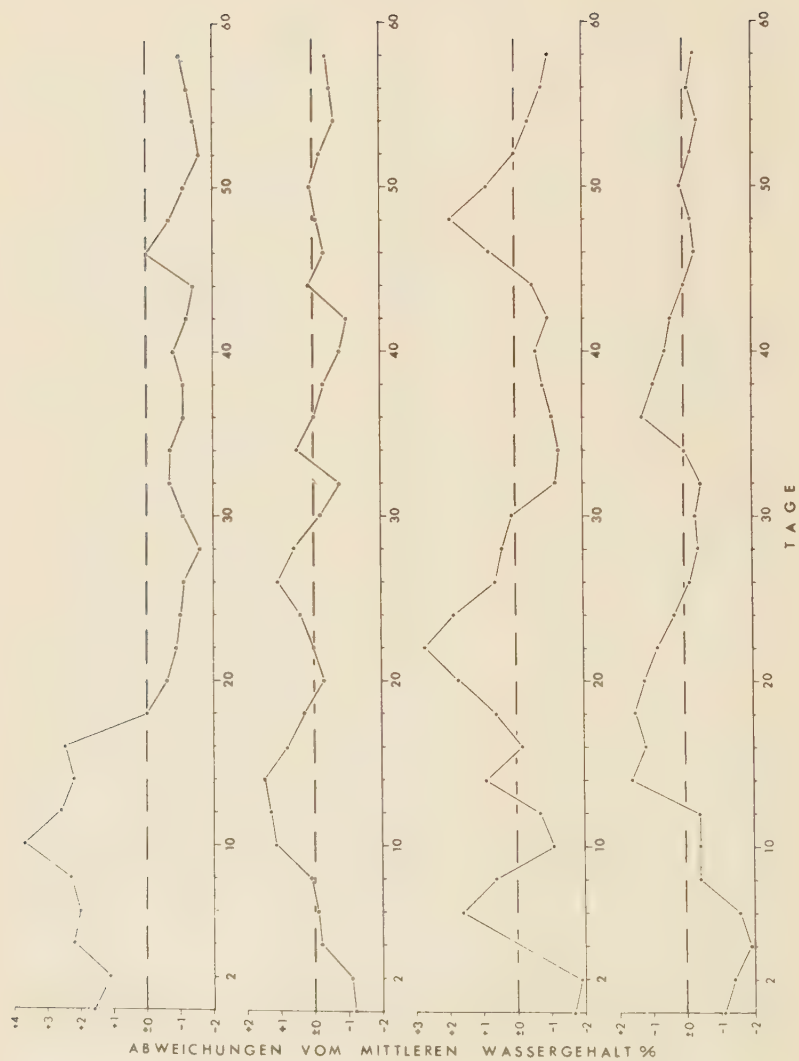


Abb. 18

eine Folge der wiederholten Entnahme der Zecken aus den Testbedingungen waren, wurden die Gewichtsänderungen einzelner Individuen zusätzlich mit einer registrierenden Waage überprüft, die kontinuierliche Aufzeichnungen unter konstanten Luftfeuchte- und Temperaturbedingungen ermöglichte. Durch die hohe Empfindlichkeit der Waage und des angeschlossenen Schreibers konnten Gewichtsdifferenzen von nur 0.4 ug erfaßt werden, wodurch weitere Einzelheiten des Wasseraustausches deutlich wurden. Die Gewichtsaufzeichnungen der registrierenden Waage sind in Abb. 19-21 für ein Weibchen von *A. variegatum*, welches im Gleichgewicht mit 93.5% r.F. ist, punktweise übertragen worden. Die Abbildungen bestätigen die zuvor beschriebenen Schwankungen des Gleichgewichts-Wassergehaltes und lassen darüberhinaus erkennen, daß die lang anhaltenden Verlustphasen keineswegs einen kontinuierlichen Vorgang darstellen, wie ihn die punktuellen Messungen in Zweitages-Intervallen suggerieren, sondern vielmehr zusammengesetzt sind aus einer Folge längerer Verlustperioden und kürzerer Aufnahmeperioden, wobei während der Aufnahmeperioden die zuvor erlittenen Verluste in der Regel nicht ausgeglichen werden können und ein allgemeiner Abwärtstrend des Körpergewichtes resultiert. Bei dem in Abb. 19-21 untersuchten Weibchen tritt erst nach einer dreitägigen Periode, die summarisch durch Wasserverluste gekennzeichnet ist, eine längere, etwa 10-stündige Phase kontinuierlicher Wasseraufnahme auf, während derer die zuvor aufgetretenen Verluste nahezu vollständig kompensiert werden.

Auffällig sind darüberhinaus wiederholte kurze Unterbrechungen innerhalb der Aufnahmephasen von nur wenigen Minuten, die durch starke Wasserverluste gekennzeichnet sind. Obwohl hierdurch der Eindruck entsteht, als arbeitete der Aufnahmemechanismus schubweise, muß diese Möglichkeit ausgeschlossen werden, da auch während der Perioden kontinuierlicher Wasserverluste wiederholt kurze Phasen mit stark erhöhten Verlusten zu beobachten sind. Es ist vielmehr sehr wahrscheinlich, daß während dieser Phasen die Stigmen für kurze Zeit geöffnet sind. Zu ähnlich hohen Wasserverlusten kommt es unter anderem auch, wenn die Tiere während des kontinuierlichen Wie-

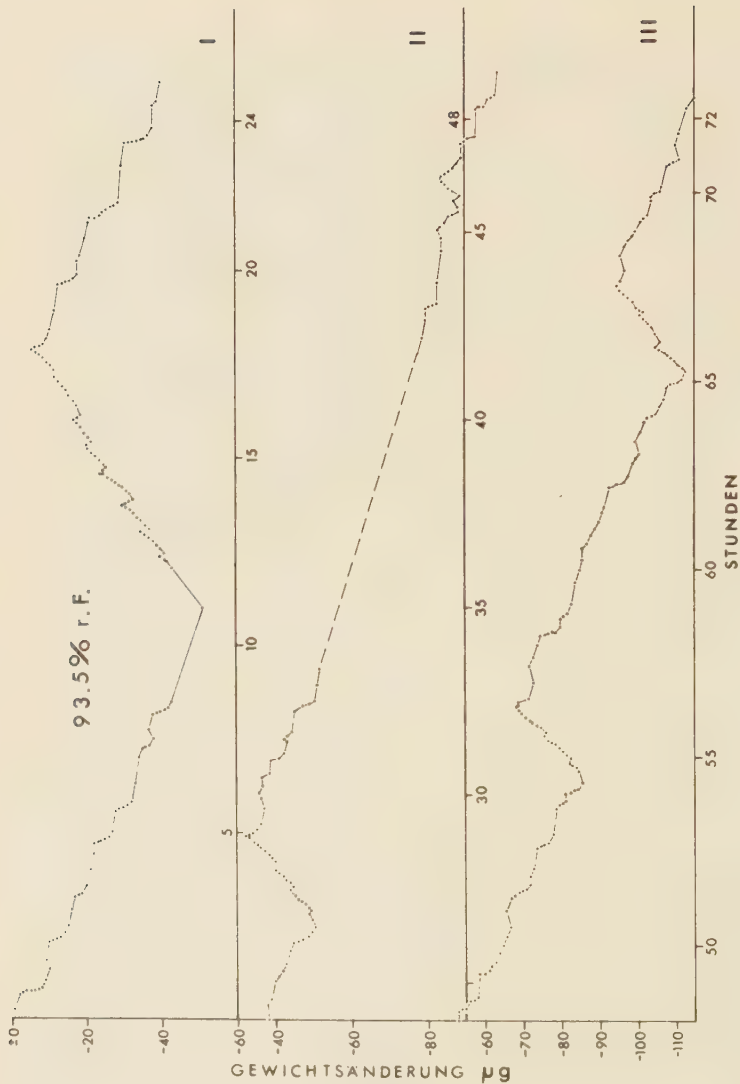


Abb. 19

Abb. 19-21. Gewichtsaufzeichnungen einer registrierenden Waage für ein Weibchen von *A. variegatum* in 93.5% r.F., 20°C in 1 µg - Schritten punktweise übertragen. Das untersuchte Weibchen war zu Beginn des Experimentes mit der Testfeuchte im Gleichgewicht. Nach etwa 140 Stunden wurde dem Tier die



Abb. 20

Mundöffnung mit Paraffin-Wachs verschlossen (VII, VIII). Die gestrichelte Linie bei II sowie die Unterbrechung bei IV markieren Zeiträume, in denen der Schreiber die Papierskala überschritt (während der Nachtstunden).

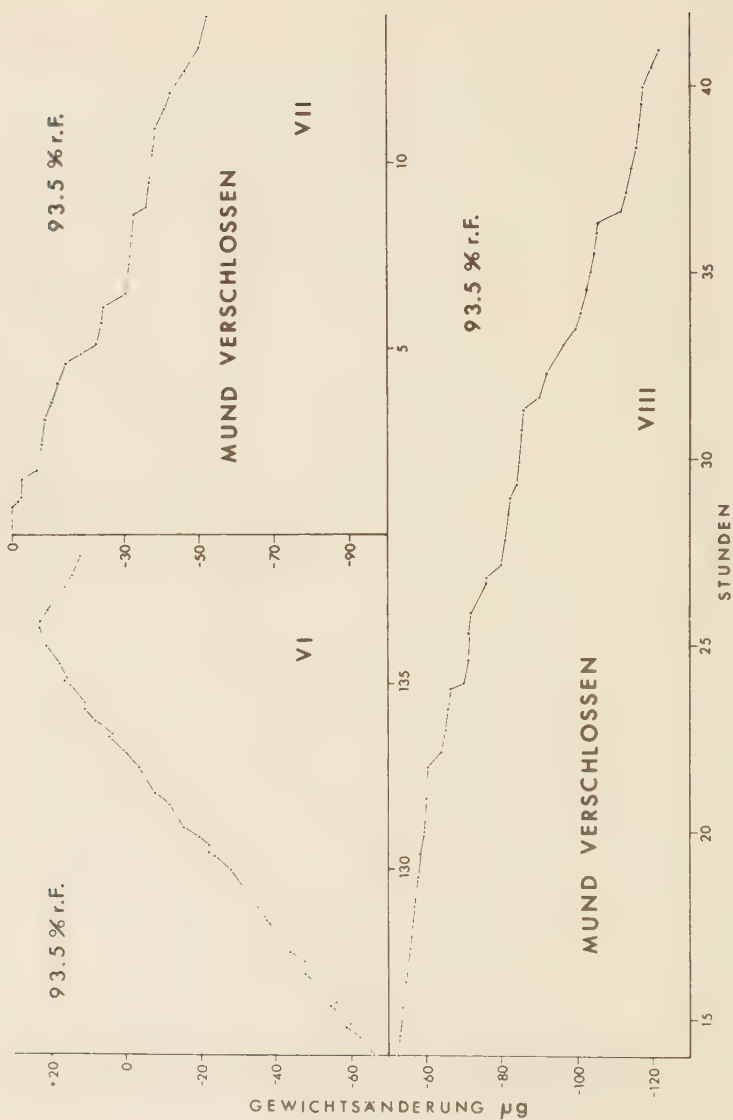


Abb. 21

gens gelegentlich lokomotorische Aktivitäten zeigen; diese können an starken Ausschlägen des registrierenden Instrumentes erkannt werden (vergl. hierzu auch Abb. 22-24).

Über die Regulation des Wassergleichgewichtes in hohen Luftfeuchtigkeiten bei anderen Arthropodenarten ist wenig bekannt. Hungernde Larven des Rattenflohs *Xenopsylla cheopis* können nur etwa 48 Stunden Wassergleichgewicht halten (Knülle, 1967). Während dieser Zeit bleibt das Gewicht konstant, und jede Verringerung des Wassergehaltes unter das Gleichgewichts-Niveau wird mit Aufnahme eines entsprechenden Betrages an Wasserdampf beantwortet. *Liposcelis rufus* Individuen stellen bei Nahrungsentzug nach einer Periode von 6 bis 9 Tagen mit langsamen Wasserverlusten ein konstantes Gewichtsniveau in hohen Feuchten ein, welches für Wochen gehalten wird (Knülle u. Spadafora, 1969).

Noble-Nesbitt (1969) konnte mit Hilfe einer registrierenden Waage bei Ofenfischchen (*Thermobia domestica*), die mit hoher Luftfeuchtigkeit im Gleichgewicht waren, geringfügige Oscillationen von ungefähr 0.1% des Gesamtgewichtes der Tiere beobachten und deutete diesen Befund damit, daß der Aufnahmemechanismus jeweils abgeschaltet wird, sobald der Gleichgewichts-Wassergehalt überschritten wurde.

In den zitierten Fällen scheint das Wassergleichgewicht sehr fein ausbalanciert zu sein und ein "Steady-state"-Gleichgewicht darzustellen, bei dem durch sehr empfindliche Regulation Netto-Bewegungen von Wasser zwischen Organismus und Umgebung kaum noch wahrzunehmen sind. Erst kontinuierliche Aufzeichnungen der Gewichtsänderungen durch eine registrierende Waage ließen den dynamischen Charakter des Wassergleichgewichtes bei *Thermobia domestica* erkennen.

Wie die eigenen Untersuchungen zeigen, stellen Adulte von *A. variegatum* weder Wassergleichgewicht in dem Sinne ein, daß die Verluste durch kontinuierliche Aufnahme mit entsprechender Rate gerade ausgeglichen werden, noch wird der Wassergehalt durch einen empfindlichen "feed-back"-Mechanismus in engen Grenzen durch alternierendes Ein- und Ausschalten des Aufnahmemechanismus reguliert. Der Aufnahme-

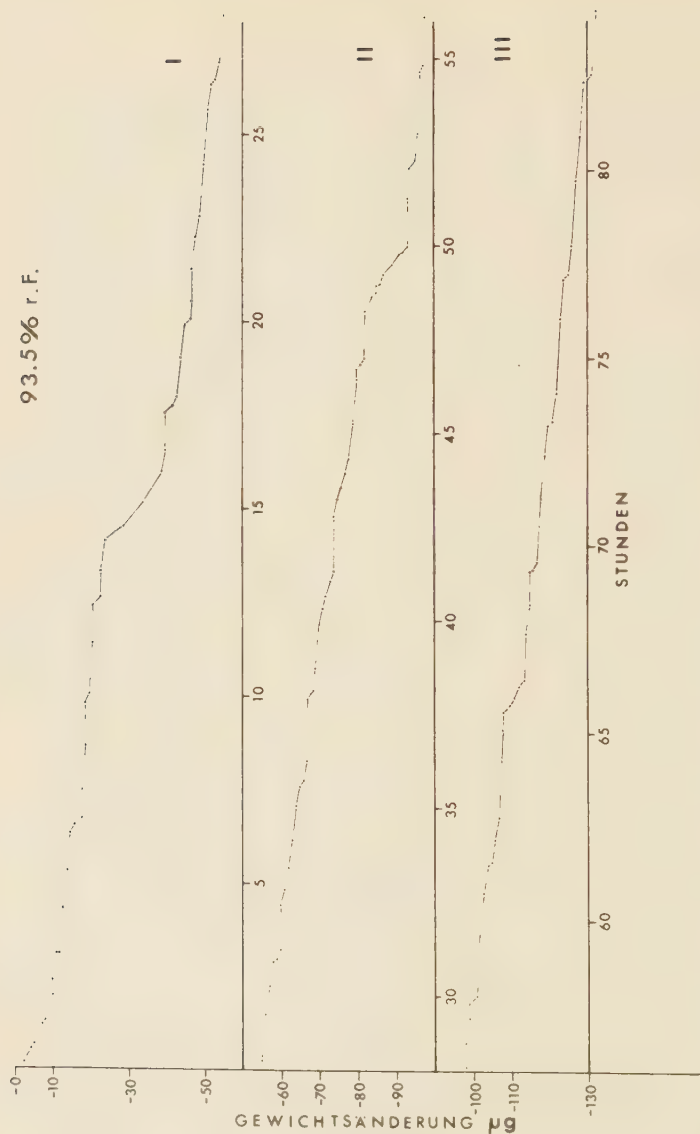


Abb. 22

Abb. 22-24. Gewichtsaufzeichnungen einer registrierenden Waage für ein Weibchen von *A. variegatum* in $1 \mu\text{g}$ - Schritten punktweise übertragen. Das untersuchte Weibchen war zu Beginn des Experimentes mit 93.5% r.F. im Gleichgewicht. Pfeile und senkrechte Linien markieren Phasen großer lokomotorischer



Abb. 23

Aktivitäten der Zecke.

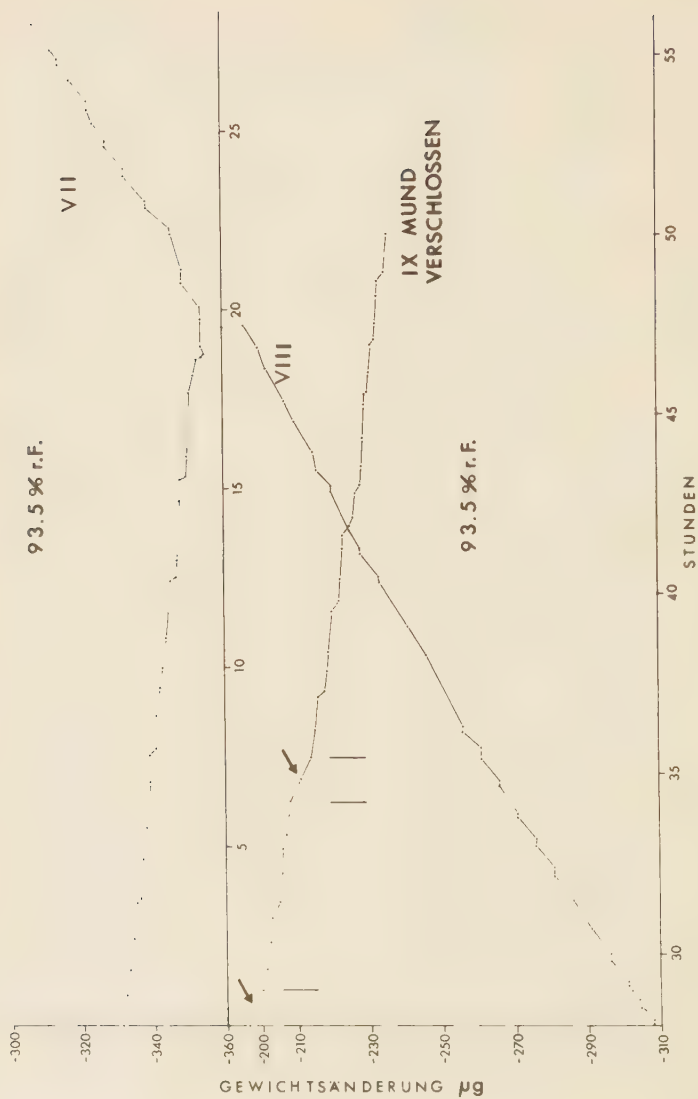


Abb. 24

mechanismus wird zwar innerhalb längerer Verlustphasen in vielen Fällen wiederholt für kurze Zeit angestellt, ohne jedoch die unmittelbar vorausgegangenen Wasserverluste ausgleichen zu können. Erst nach ausgedehnten Verlustperioden, die bis zu 14 Tage dauern können, treten in der Regel längere Aufnahmephase auf, während derer die zwischenzeitlich aufgetretenen Wasserverluste ausgeglichen und häufig überkompensiert werden.

2. Relative Luftfeuchtigkeit und Wasserdampfaufnahme

Wie frühere Untersuchungen gezeigt haben (siehe S. 8-12), können Zecken nach zuvor in trockener Luft erlittenen Wasserverlusten in hohen Luftfeuchtigkeiten Wasserdampf aus der Atmosphäre aufnehmen. Die niedrigste Luftfeuchtigkeit, in der Wasseraufnahme bei Zecken festgestellt werden konnte, liegt bei 40% r.F. und wurde von Knülle (1966) bei einigen Larven von *Dermacentor andersoni* beobachtet. Wassergleichgewicht kann jedoch in guter Übereinstimmung bei den bisher untersuchten Zeckenarten nur in Luftfeuchten oberhalb von etwa 80% r.F. für längere Zeit gehalten werden.

Zur Ermittlung der Aufnahme von Wasserdampf in verschiedenen Luftfeuchtigkeiten wurden Adulte, Männchen und Weibchen von *A. variegatum* nach acht- bis zehnwöchigem Aufenthalt in 93.5% r.F. und 20°C gewogen, in saubere Einzelkäfige übertragen und für 20 Tage in einer Luftfeuchtigkeit von 33% bei 20°C gehalten. Nach erneuter Gewichtskontrolle wurden die Gewichtsänderungen von jeweils 20 Exemplaren in Luftfeuchtigkeiten von 93.5%, 85%, 76%, 58% und 33% r.F. über 7 Wochen kontrolliert.

Nach 20 Tagen in 33% r.F. reduzierte sich das Gewicht der Zecken auf $88,39 \pm 0,49\%$ (S.E.) des Originalgewichtes (aus 93,5% r.F.). Das entspricht einem durchschnittlichen Wasserverlust von 19,3% des Körperwassers, d.h. einer Einbuße von 0,97% pro Tag. Während des anschließenden Aufent-

haltes in 76%, 58% und 33% r.F. traten weitere Wasserverluste auf. Bei keinem der untersuchten Individuen konnten in diesen Feuchten während des Beobachtungszeitraumes Wassergewinne beobachtet werden. Die Verluste betrugen in 76% r.F. 0,40% des Anfangswassergehaltes pro Tag, in 58% r.F. 0,76% und in 33% r.F. 0,97%.

In 85% r.F. erfolgte innerhalb der ersten 11 Tage im allgemeinen ebenfalls keine Netto-Sorption von Wasserdampf. Lediglich ein Individuum zeigte zwischen dem 4. und 11. Tag eine geringe Aufnahme von 0,8%, das sind 116 μg , des Anfangswassergehaltes. Die übrigen Exemplare verloren täglich 0,23% ihres Anfangswassergehaltes. Zwischen dem 11. und 25. Tag jedoch begannen alle Zecken Wasserdampf aus der Atmosphäre zu sorbieren. Mit einer Aufnahmerate von 0,7% des Anfangswassergehaltes erreichten die Tiere am 25. Tag im Durchschnitt nur 90,5% ihres Originalgewichtes. In den nachfolgenden 26 Tagen kam es zu geringfügigen Verlusten von insgesamt 0,3% des Originalgewichtes. Nur zwei Exemplare erreichten bis zum Ende der Aufnahmeperiode ihr ursprüngliches Gewicht.

In 93,5% r.F. begannen bis auf 3 Ausnahmen alle untersuchten Zeckenindividuen innerhalb der ersten 24 Stunden mit der Wasseraufnahme. Zwischen dem vierten und 7. Tag wurden mit einer durchschnittlichen Aufnahmerate von 5,3% des Anfangswassergehaltes pro Tag die höchsten Wassergewinne erzielt. Die zuvor in 33% r.F. erlittenen Wasserverluste konnten in dieser Zeit voll ausgeglichen werden. Während der nachfolgenden 7 Tage kam es zu weiteren Wassergewinnen, die zu einem Überschreiten des Originalgewichtes um etwa 3,2% führten. Bis zum 52. Tag verminderte sich das Gewicht geringfügig, blieb aber bis zu diesem Zeitpunkt um durchschnittlich 1% über dem Originalgewicht.

Die mittleren prozentualen Gewichtsänderungen der fünf Testgruppen sind in Abb. 25 zusammengefaßt. Adulte von *A. variegatum* konnten nur in 85% r.F. und 93% r.F. Wassergleichgewicht über einen längeren Zeitraum halten. In 76% r.F. und niedrigeren Luftfeuchten kam es weder zu einem Wassergleichgewicht, noch konnten vorübergehend Wasserge-

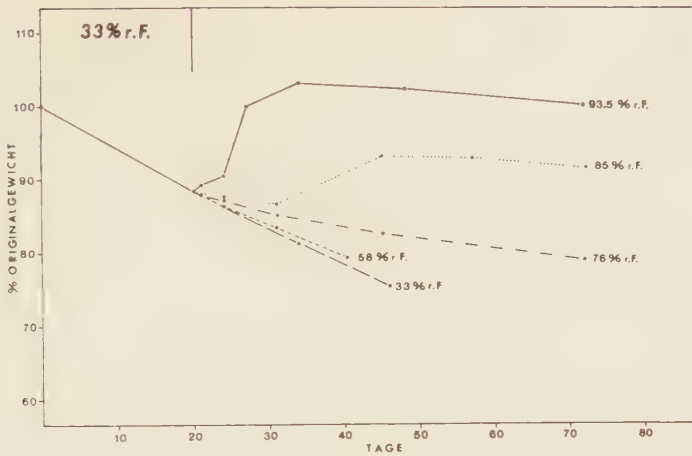


Abb. 25

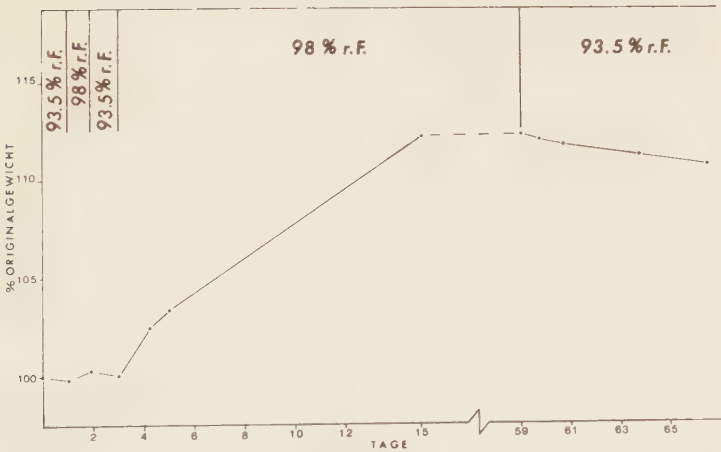


Abb. 26

Abb. 25. Mittlere Gewichtsänderung jeweils 20 Adulter von *A. variegatum* in verschiedenen Luftfeuchtigkeiten nach vorangegangenen 3-wöchigen Aufenthalt in niedriger Luftfeuchtigkeit (33% r.F.).

Abb. 26. Mittlere Gewichtsänderung 10 Adulter von *A. variegatum* beim Wechsel zwischen Luftfeuchten von 93.5% r.F. und 98% r.F.

winne beobachtet werden, wie sie bei Larven von *Dermacentor variabilis* und *A. cajennense* in 73% r.F. und bei Larven von *D. andersoni* bis hinab zu 40% r.F. vereinzelt auftreten (Knülle, 1966). Die kritische Gleichgewichts-Luftfeuchte und die untere Luftfeuchte-Schwelle, unterhalb derer keine Netto-Wassergewinne erzielt werden können, haben bei Adulten von *A. variegatum* offensichtlich den gleichen Wert und liegen etwas unterhalb von 85% r.F.

Schwer verständlich ist die lange Zeitspanne von 11 Tagen, die der Aufnahme-Mechanismus in 85% r.F. bis zum Auftreten von Netto-Wassergewinnen benötigt, in Hinblick auf das große Wasserdefizit von 20%, mit dem die Tiere in diese Luftfeuchtigkeit kamen. Dieses stark verzögerte Arbeiten des Sorptionsmechanismus unterstreicht die Notwendigkeit längerer Beobachtungsperioden bei der Bestimmung der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte, auf die Knülle (1966) anlässlich der kurzfristig auftretenden Wasseraufnahme ohne Einstellung eines Wassergleichgewichtes in niedrigen Luftfeuchtigkeiten bei den oben zitierten Zeckenlarven hinwies.

Oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte nimmt mit steigender relativer Luftfeuchtigkeit sowohl die Geschwindigkeit der Wasserdampf-Sorption als auch die Höhe der insgesamt aufgenommenen Wassermenge zu. Die Aufnahme-rate ist in 93.5% r.F. mit 844 μg pro Tag mehr als siebenmal so groß wie die in 85% r.F. mit 117 μg pro Tag. Die in 93.5% bis zum Erreichen des maximalen Wassergehaltes aufgenommene Wassermenge beläuft sich auf 3.926 mg und ist mehr als doppelt so groß wie die entsprechende Menge in 85% r.F. mit 1.539 mg.

Daß das Gleichgewichtsniveau des Körperwassergehaltes tatsächlich durch die umgebende Luftfeuchtigkeit beeinflusst wird, sollte durch ein weiteres Experiment unterstrichen werden. Zehn Tiere wurden, ohne zuvor Wasserverluste in niedrigen Luftfeuchtigkeiten erlitten zu haben, nach längerem Aufenthalt in 93.5% r.F. einer Luftfeuchtigkeit von 98% r.F. ausgesetzt. Bei derartig hohen Luftfeuchtigkeiten ist die Gefahr der Kondensation von Wasserdampf in geschlossenen Gefäßen sehr groß. Die Feuchte-kammer wurde daher in einem gut

einregulierten Inkubator mit weniger als einem Grad C Temperaturschwankung in ausreichender Entfernung von den Heiz- und Kühlaggregaten untergebracht. Auf Grund dieser Vorkehrungen und der ständigen Bewegung der Luft durch den Ventilator im Innern der Feuchtekkammer kam es während des Testes zu keiner erkennbaren Wasserdampf-Kondensation.

Abb. 26 zeigt, daß es bereits in den ersten 20 Stunden in 98% r.F. zu Wassergewinnen von 0.6% des Gesamtgewichtes, das sind 179 μg , kommt. Werden die Tiere anschließend für einen Tag zurück nach 93.5% r.F. gebracht, so verlieren sie in dieser Zeit etwas weniger als die Hälfte des zuvor gewonnenen Wassers (73 μg). Erneuter Aufenthalt in 98% r.F. führt zu sofortigem Wiederbeginn der Wasserdampf-Sorption mit Gewinnen von 784 μg innerhalb des nächsten Tages. Nach 12 Tagen in 98% r.F. haben die Tiere ihr Gewicht im Durchschnitt auf 112% des Anfangsgewichtes aus 93.5% r.F. erhöht. Eine weitere Gewichtskontrolle nach insgesamt 57 Tagen ergab, daß die Zecken den Wassergehalt auf dem hohen Niveau gehalten hatten. Der abschließende siebeneinhalb tägige Aufenthalt in 93.5% r.F. zeigte, daß das in 98% r.F. gewonnene Wasser nur sehr langsam wieder abgegeben wird und zwar mit einer Rate von nur 0.08% des Anfangsgewichtes pro Tag.

Die Ergebnisse zeigen deutlich, daß der Wassergehalt *Adulter* von *A. variegatum* oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte von der umgebenden relativen Luftfeuchtigkeit abhängig ist. Während in 93.5% r.F. ein zuvor in trockener Luft erlittenes Wasserdefizit von 20% des Körperwassers voll ausgeglichen werden kann, stellt sich in 85% r.F. der Körper-Wassergehalt auf ein um 16% niedrigeres Niveau ein. In 98% r.F. erhöht sich die Menge des im Zeckenkörper vorhandenen Wassers um 20% gegenüber dem Wassergehalt, den die Tiere nach mehrwöchigem Aufenthalt in 93.5% r.F. halten.

Unterschiedliche Gleichgewichtsniveaus in verschiedenen Luftfeuchtigkeiten oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte sind auch bei den Ixodiden *Hyalomma asiaticum* (Balashov, 1960) und *Hyalomma dromedarii* (Hafez et al., 1970b), bei der Argasiden *Ornithodoros savignyi* (Hafez et al., 1970b), sowie bei der Mehlmilbe *Acarus siro* (Knülle, 1965)

festgestellt worden. Unter den Insekten regulieren Larven des Rattenflohs *Xenopsylla cheopis* den Wassergehalt wie die vorgenannten Milbenarten, während die Höhe des Gleichgewichtsniveaus der Thysanuren *Thermobia domestica* (Noble-Nesbitt, 1969) und *Ctenolepisma terebrans* (Edney, 1971), sowie bei Psocopteren der Gattung *Liposcelis* (Knülle u. Spadafora, 1969) nicht durch die umgebende Luftfeuchtigkeit beeinflusst wird.

Wie es zu diesen unterschiedlichen Regulationstypen des Körper-Wassergehaltes kommt, kann mit unseren gegenwärtigen Kenntnissen nicht zufriedenstellend beantwortet werden. Von Interesse ist insbesondere die Frage, ob es zu den Unterschieden auf Grund verschiedener Kontrollprinzipien kommt, die den Aufnahmemechanismus steuern, oder ob sie eher die Konsequenz unterschiedlicher Aufnahmemechanismen darstellen. Als mögliches Kontrollprinzip käme im Falle einheitlichen Körperwassergehaltes oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte ein Volumen-Regulationsmechanismus in Frage. In der Tat wertet Okasha (1971, 1972) das Ansteigen des Körper-Wassergehaltes des Offenfischchens *Thermobia domestica* nach längeren Hungerperioden sowie nach wiederholter experimenteller Desiccation und Rehydration über den "normalen" Körperwassergehalt fressender Tiere hinaus als starken Hinweis darauf, daß die Wasseraufnahme bei dieser Art in erster Linie im Dienste einer Volumen-Regulation steht und daß der Wassergehalt selbst nicht der limitierende Faktor ist, der den Aufnahmemechanismus kontrolliert.

Schwer zu verstehen ist der physiologische Hintergrund, der in einigen Arthropodengruppen zu unterschiedlichen Gleichgewichts-Niveaus des Wassergehaltes oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte führt. Sehr allgemein betrachtet könnte es sich dabei um die Kontrolle eines Luftfeuchte-abhängigen Homeostase-Mechanismus handeln, über dessen Natur allerdings auf Grund experimenteller Befunde keinerlei Angaben möglich sind. Das Ansteigen des Wassergehaltes mit der umgebenden Luftfeuchtigkeit könnte als Hinweis auf die Beteiligung einer hygroskopischen Komponente am Aufnahme-prozeß gedeutet werden. Diese Möglichkeit ist in

den Arbeiten von Lees (1946), Knülle u. Wharton (1964) und Knülle (1965, 1967) diskutiert worden. Im Gegensatz zu hygroskopischen Gleichgewichten, die sich im gesamten Luftfeuchte-Spektrum einstellen, treten Wassergleichgewichte in Abhängigkeit von der Luftfeuchtigkeit bei den genannten Arthropodenarten nur oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte auf. Wenn also tatsächlich die dampfdruckerniedrigenden Kräfte an der Oberfläche hygroskopischen Materials bei der Entnahme von Wasserdampf aus nicht gesättigter Atmosphäre von einigen Arthropoden genutzt werden, so kann dieser Vorgang nur im Zusammenhang mit aktiven Prozessen gesehen werden, die erst oberhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte Wassergleichgewicht herstellen können.

3. Relative Luftfeuchtigkeit und Wasserdampfabgabe

Zur Bestimmung der Verlustraten unterhalb der kritischen Gleichgewichtsluftfeuchtigkeit wurden Adulte von *A. variegatum* über einen Zeitraum von 4 Wochen in 0%, 33% und 58% r.F. und für 7 Wochen in 76% r.F. gehalten und die Verlustraten wöchentlich kontrolliert. Dabei stellte sich heraus, daß bei längerem Aufenthalt in diesen Feuchten das Wasser nicht mit konstanter Rate an die Atmosphäre verloren geht; vielmehr reduzieren sich die Verluste mit zunehmender Länge des Experimentes. So betrug die Verlustrate in 76% r.F. durchschnittlich 0.30% des Originalgewichtes pro Tag in der ersten Woche, 0.27% in der zweiten Woche, 0.18% in der vierten und 0.13% in der 7. Woche (vergl. Abb. 25). Die Verringerung der Verlustraten im Verlauf des Experimentes kann nicht als einfache Folge der abnehmenden Wasserkonzentration im Zeckenkörper angesehen werden, da die prozentualen Verluste, bezogen auf das jeweils noch im Körper vorhandene Wasser, in gleicher Weise von 0.66% in der ersten Woche auf 0.31% nach 7 Wochen absinken.

Untersuchungen über die Regulationsmechanismen, die zur Einschränkung der Wasserverluste in niedrigen Feuchten führen, ergaben bei den bisher untersuchten Zeckenarten kein

einheitliches Bild (siehe auch S. 4, 5). Als Orte der evaporativen Wasserverluste standen die Öffnungen des respiratorischen Systems und das gesamte Integument im Mittelpunkt der bisherigen Untersuchungen. Zur Ermittlung der Rolle beider Orte im Zusammenhang mit der aktiven Einschränkung der Wasserverluste wurden recht einheitlich zwei Methoden verwandt: 1) Erhöhung des CO_2 -Gehaltes in der Atemluft, 2) Verschuß der Stigmen mit verschiedenen Materialien.

Mellanby (1935b) stellte bei gesogenen 2. Nymphen Stadien von *Ornithodoros moubata* eine starke Zunahme der Verlustraten in 5% CO_2 fest und schloß in Anlehnung an ähnliche Befunde bei einigen Insekten-Arten (Mellanby, 1935a), daß die Zunahme der Wasserverluste durch Offenhalten der Stigmen hervorgerufen wird. Lees (1946) konnte diesen Befund für *Ixodes ricinus* nicht bestätigen und kam, nachdem Blockieren der Stigmenöffnungen in mehreren Fällen sogar zu deutlich höheren Wasserverlusten geführt hatte, zu dem Schluß, daß die Wasserverluste im wesentlichen durch das gesamte Integument erfolgen und durch die Aktivität der Epidermiszellen reguliert werden. Blockieren der Stigmenöffnungen führte auch bei ungesogenen zweiten Nymphenstadien von *O. moubata* (Browning, 1954a) zu einem starken Anstieg der Wasserverluste in trockener Luft. Da die Transpirationsrate darüberhinaus erst bei CO_2 -Konzentrationen von 30-40% in der Atemluft anstieg - d.h. bei Konzentrationen, die zugleich allgemeine Anaesthetie der Zecken hervorriefen - glaubte Browning, daß die Erhöhung der Wasserverluste eher auf Grund einer durch allgemeine Anaesthetie der Zecken hervorgerufenen Inaktivierung der Epidermiszellen als durch Offenhalten der Stigmenöffnungen zustande kommt. Hefnawy (1970) konnte im Gegensatz zu Lees und Browning bei *H. dromedarii* und *O. savignyi* in niedrigen Luftfeuchten nach Verschuß der Spirakeln eine geringere Verlustrate feststellen als bei den unbehandelten Kontrolltieren. Auch erhöhte sich bei beiden Arten der Wasserverlust bereits in CO_2 -Konzentrationen, die keine allgemeine Anaesthetie hervorriefen.

Die uneinheitliche Beurteilung der Rolle der Stigmenöffnungen im Zusammenhang mit der Regulation des Wassergleichge-

wichtiges sowie die gegensätzlichen Befunde über den funktionellen Aufbau der Zeckenstigma (siehe S. 5) sind Anlaß genug, dieses Problem erneut aufzugreifen und den Effekt von CO_2 und des Blockierens der Stigmaöffnungen auf das Wassergleichgewicht Adulte von *A. variegatum* zu überprüfen.

CO_2 -Atmosphären mit einer Feuchtigkeit von 0% r.F. und 93% r.F. wurden hergestellt, indem CO_2 -Gas mit einer Durchflußgeschwindigkeit von 800 ml pro Stunde durch drei nacheinander angeordnete Waschflaschen mit Silicagel bzw. gesättigter KNO_3 -Lösung in eine vierte als Testkammer dienende Waschflasche geleitet wurde. Zur Equilibrierung des Systems wurde der CO_2 -Strom zwei Stunden vor Testbeginn angestellt. Als Kontrolle diente ein entsprechender Aufbau, bei dem Luft mittels einer Aquarienpumpe mit gleicher Geschwindigkeit durch das System geführt wurde. Der Verschuß der beiden Stigmaplatten wurde mit der auf S. 20 beschriebenen Methode unter einem Stereomikroskop ohne Anwendung von CO_2 -Anaesthetie durchgeführt.

Zur Bestimmung der Wasserverluste unter CO_2 -Einfluß wurden Adulte von *A. variegatum*, deren Wassergehalt nach mehrwöchigem Aufenthalt in 93.5% r.F. mit hoher Luftfeuchtigkeit im Gleichgewicht war, für 21 Stunden in trockener (0% r.F.) bzw. für 46 Stunden in feuchter (93.5% r.F.) Atmosphäre gehalten, die nahezu 100% mit CO_2 abgesättigt war. Etwa eine Minute nach Einbringen in die Testbedingungen ließen die Zecken bereits Zeichen von Anaesthesie erkennen. Anstatt des sonst während des Ruhens üblichen Anlegens der Beine mit angewinkelten Gelenken an die Ventralfläche des Körpers verfielen die Tiere zumeist in der gerade eingenommenen Stand- bzw. Laufhaltung mit gestreckten Extremitäten in Ruhe.

Die Verlustraten der Zecken in 0% r.F./ CO_2 wurden nach 8 und 21 Stunden bestimmt. Dabei zeigte sich, daß die Verluste von durchschnittlich $10.4 \pm 0.43\%$ des Originalgewichtes pro Tag innerhalb der ersten 8 Stunden auf $17.8 \pm 1.6\%$ während der anschließenden 13 Stunden anstiegen. Im Mittel lagen die Verlustraten in 0% r.F./ CO_2 im Testzeitraum bei 14.1% und in 93.5% r.F./ CO_2 bei 1.5% des O.G. pro Tag und waren damit in

beiden Fällen etwa 17 mal größer als die Verlustraten bei entsprechenden Feuchten in atmosphärischer Luft, wo sie 0.81% O.G./Tag in 0% r.F. und 0.09% O.G./Tag in 93.5% r.F. betrugten.

Der Anaesthesie-Effekt ließ bei den meisten Exemplaren schon während des Wiegens nach, was sich durch z.T. erhebliche lokomotorische Aktivität äußerte. Nach weniger als 5 Minuten Aufenthalt in atmosphärischer Luft zeigten alle Tiere normale Vitalität. Wurden die Zecken anschließend in 93.5% r.F./Luft gebracht, so zeigte sich darüberhinaus, daß die Tiere den ein- bis zweitägigen Aufenthalt in fast reiner CO₂-Atmosphäre nicht nur überlebt hatten, sondern daß auch die Fähigkeit zur Regulation des Körper-Wassergehaltes durch die extremen experimentellen Bedingungen nicht irreversibel verlorengegangen war. So traten zwar bei den Tieren aus 0% r.F./CO₂ innerhalb der ersten 8 Stunden in 93.5% r.F./Luft zunächst weitere, allerdings stark verminderte Wasserverluste mit Raten zwischen 0.17% und 2.15% O.G./Tag auf, jedoch hatten alle Exemplare nach weiteren 16 Stunden mit der Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre begonnen (siehe Abb. 27). Jene Zecken, die zuvor in 93.5% r.F./CO₂ gehalten wurden, verloren während der anschließenden 6 Stunden in 93.5% r.F./Luft mit durchschnittlich unveränderter Rate weitere Wasserbeträge an die Atmosphäre. Bei einzelnen Exemplaren lagen die Verlustraten sogar weit über denen in CO₂, was auf die große lokomotorische Aktivität und die damit wahrscheinlich verbundene hohe Respirationsrate der betreffenden Individuen zurückgeführt werden kann. Nach 21 Stunden jedoch begannen auch in dieser letztgenannten Testgruppe einzelne Tiere mit der Sorption von Wasserdampf allerdings mit einer Rate von nur 0.27% O.G./Tag. Zudem dauerte die Aufnahmeperiode nur einige Stunden; danach kam es zu erneuten Verlusten, die mit mehr als 0.5% O.G./Tag erheblich über den sonst in dieser Feuchte zu beobachtenden Werten von etwa 0.09% lagen. Im Folgenden wechselten Phasen mit Nettogewinnen und Nettoverlusten ab, wobei die Verlustraten allmählich kleiner, die Aufnahmeraten größer wurden (siehe Abb. 28) und beide sich somit normalisierten und

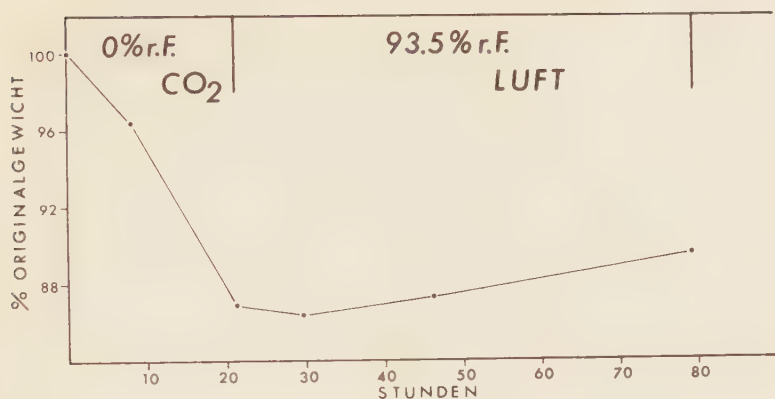


Abb. 27

Durchschnittliche Wasserverluste 10 Adulter von *A. variegatum* in 0% r.F. unter CO₂-Einfluß und Wiederbeginn der Wasserdampfaufnahme bei anschließendem Aufenthalt in 93.5% r.F. und atmosphärischer Luft.

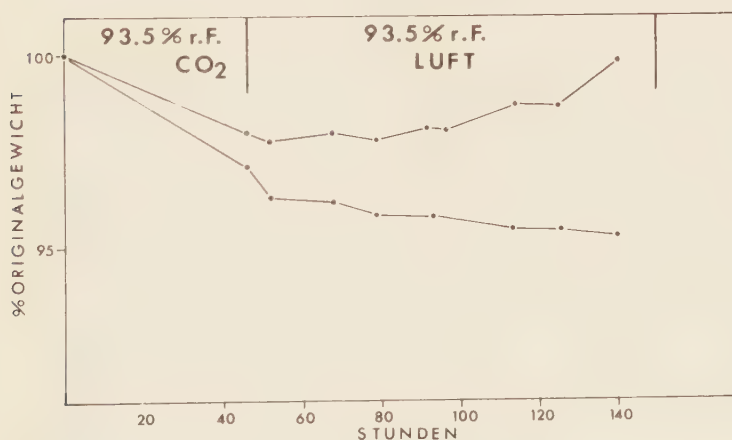


Abb. 28

Wasserverluste in 93.5% r.F. unter CO₂-Einfluß und Wiederbeginn der Wasserdampfaufnahme in atmosphärischer Luft. Dargestellt sind die Gewichtsänderungen zweier Individuen von *A. variegatum* (Adulte).

schließlich denen unbehandelter Tiere entsprachen. Bei jenen Tieren, die innerhalb der ersten zwei Tage nach dem Aufenthalt in CO_2 keine Nettogewinne zeigten, konnte deutlich ein Wechsel zwischen Phasen mit geringeren Verlusten und solchen mit höheren Verlusten beobachtet werden, und es ist hoch suggestiv, daß auch bei diesen Tieren der Sorptionsmechanismus während der Phasen geringer Verluste arbeitet, daß jedoch die aufgenommenen Wasserbeträge zu gering sind, um die gleichzeitig auftretenden sehr hohen evaporativen Wasserverluste zu kompensieren.

Die Ursache für den sehr zögernden Wiederbeginn der Sorptionsaktivitäten in dieser Testgruppe im Vergleich zu den Tieren, die zuvor in 0% r.F./ CO_2 gehalten wurden, kann in dem vergleichsweise sehr niedrigen Wasserdefizit von nur durchschnittlich 2.3% O.G. nach Ende des Aufenthaltes in 93.5% r.F. CO_2 gesehen werden. Derartige Defizite sind auch, wie zuvor gezeigt wurde, zu beobachten, wenn die Tiere mit 93.5% r.F. im Gleichgewicht sind, und werden auch in dem Falle nicht notwendig mit spontanem Einsetzen der Wasserdampfsorption beantwortet.

Zur Klärung der Frage, ob die unter CO_2 -Einfluß eintretenden erhöhten Wasserverluste mit der Arbeitsweise eines spirakulären Verschlusses zusammenhängen, wurde in einem weiteren Experiment bei einigen Zeckenindividuen ein Verschluss der spirakulären Platte mit Paraffin-Wachs vorgenommen. Um die Auswirkungen des Blockierens der Stigmen auf die Wasserverluste der betroffenen Individuen möglichst genau und unabhängig von individuellen Schwankungen der Austauschraten beurteilen zu können, wurden die im Folgenden beschriebenen Experimente nacheinander mit denselben Individuen durchgeführt.

Zunächst wurden die Verlustraten von 10 unbehandelten Zecken aus 93.5% r.F. und 20°C in trockener Luft und danach in trockener CO_2 -Atmosphäre (0% r.F.) gemessen. Bei 5 dieser Zecken wurden anschließend beide Stigmen mit Paraffin verschlossen; die restlichen verblieben als Kontrolle. Alle Zecken kamen dann erneut in 0% r.F./Luft und anschließend in 0% r.F./ CO_2 .

Das Blockieren der spirakulären Platte führte offensichtlich nicht nur zur Einschränkung des Wasserverlustes, sondern rief auch einen Anaesthesie-ähnlichen Effekt bei den behandelten Zecken hervor. Alle Individuen verfielen innerhalb von etwa 10 Minuten nach Anbringen des Stigmenverschlusses nach anfänglichen Laufaktivitäten nach und nach in Reglosigkeit, aus der sie während der Dauer des Testes nicht wieder aufwachten. Zu nachhaltigen Schädigungen der Zecken kam es durch diese Behandlung ebensowenig wie durch den Aufenthalt in fast 100%iger CO_2 -Atmosphäre. Wurde das Paraffin-Wachs nach einigen Tagen von der spirakulären Platte entfernt, so zeigten die Tiere bereits nach einigen Minuten normale lokomotorische Aktivitäten, waren in der Folgezeit fähig, Wassergleichgewicht zu halten, und überlebten, wie unbehandelte Tiere für Monate.

Die zehn Zeckenexemplare ließen während ihres Aufenthaltes in 0% r.F./Luft und 0% r.F./ CO_2 vor Durchführung des Stigmenverschlusses zu Beginn des Tests mit Verlustraten von 0.9% O.G./Tag und 14% O.G./Tag die gleiche drastische Erhöhung der Wasserverluste unter CO_2 -Einfluß erkennen, wie in einem früheren Experiment (s. Seite 71, 72).

Der Vergleich der Verlustraten in trockener Luft von Zecken mit experimentell blockierten Stigmen mit denen der parallel laufenden unbehandelten Kontrollen zeigt, daß die Wasserverluste der behandelten Tiere mit 1.4% O.G./Tag niedriger liegen als die der unbehandelten Kontrollen mit 2.2% O.G./Tag. Auffällig ist die relativ hohe Verlustrate der Kontrolltiere verglichen mit den zu Beginn des Experimentes unter gleichen Bedingungen auftretenden Verlusten. Ähnliche Erhöhungen der Verlustraten wurden in einem früheren Experiment in feuchter Luft von 93.5% r.F. nach vorangegangenen Aufenthalt in 100% CO_2 festgestellt (siehe S.72) und es scheint, daß die volle Fähigkeit zur Regulation der Wasserverluste erst einige Tage nach Ende der CO_2 -Anaesthesie wiedererlangt wird.

Beim abschließenden Aufenthalt in 0% r.F./ CO_2 stiegen die Wasserverluste der unbehandelten Kontrollen, wie zu Be-

ginn des Experimentes, auf 13.5% O.G./Tag an, während sie bei den Tieren mit blockierten Stigmen 0.94% O.G./Tag betrugten und damit etwa die gleiche Höhe hatten wie zuvor in 0% r.F./Luft. Die Verlustraten behandelter und unbehandelter Tiere sind in Abb. 29 zusammengefaßt.

Die Ergebnisse zeigen deutlich, daß bei Adulten von *A. variegatum* der spirakulären Regulation eine entscheidende Rolle bei der Einschränkung der Wasserverluste in trockener Luft zukommt. Die unter CO_2 -Einfluß zusätzlich auftretenden drastischen Wasserverluste erfolgen beinahe ausschließlich über die Stigmen. Dieser Befund ist in voller Übereinstimmung mit den Beobachtungen von Hefnawy (1970) an *H. dromedarii* und *O. savignyi*. Eine Beeinträchtigung aktiver Restriktionsleistungen der Epidermiszellen bzw. des gesamten Integumentes hinsichtlich der Wasserverluste im Sinne von Lees (1946) und Browning (1954) konnte unter CO_2 -Anaesthesie bzw. O_2 -Mangel nicht festgestellt werden.

Ähnlich drastische Wasserverluste, wie sie bei Adulten von *A. variegatum* beobachtet wurden, treten auch bei einer Reihe von Insekten unter CO_2 -Einfluß auf. Bei Adulten von *Xenopsylla cheopis*, Larven von *Tenebrio molitor* und Larven der Kleidermotte *Tineola biselliella* stiegen die Wasserverluste um das zwei- bis siebenfache, wenn der Luft 5% CO_2 zugefügt oder wenn der O_2 -Gehalt unter 1% reduziert wurde (Mellanby, 1935). Adulte von *Rhodnius prolixus* verloren siebenmal (Wigglesworth u. Gillet, 1936) und Adulte von *Glossina morsitans* 9 - 10 mal (Bursell, 1957) mehr Wasser, wenn der CO_2 -Gehalt der Luft erhöht wurde.

Da Insekten in der Regel einen spirakulären Verschlussmechanismus besitzen (siehe S. 5), wurde das starke Ansteigen der Transpirationsraten unter CO_2 -Einfluß in dieser Gruppe einhellig auf permanentes Offenhalten der Stigmen zurückgeführt. Insekten halten die Stigmen normalerweise die meiste Zeit verschlossen und öffnen sie gerade nur so häufig, daß der O_2 -Bedarf gedeckt wird. (Hazelhoff, 1927; Wigglesworth, 1935). Einen engen Zusammenhang zwischen der Ventilation des Tracheensystems durch Pumpbewegun-

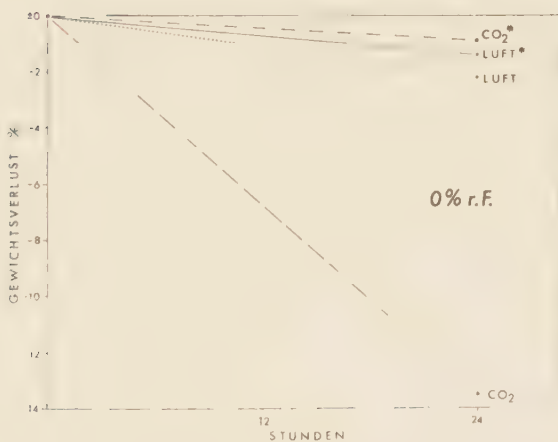
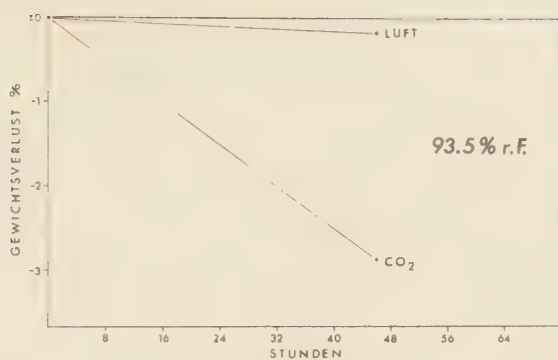


Abb. 29. Vergleich der Wasserverluste (% Originalgewicht) *Adulter* von *A. variegatum* in atmosphärischer Luft, in CO₂ und bei experimentell verschlossenen Stigmen. Stigmenverschluß ist durch * gekennzeichnet.

gen des Abdomens und der Luftfeuchtigkeit konnte Loveridge (1968b) bei Heuschrecken nachweisen. Diese Tiere reduzieren die Pumpbewegungen sehr schnell, wenn sie in trockene Luft übertragen werden. Daß aus dem Tracheensystem der Insekten bei geöffneten Stigmen hohe Wasserverluste zu erwarten sind, wird insbesondere durch Untersuchungen von Beament (1964) gestützt, der im Tracheensystem von Schaben Luftfechtigkeiten von mehr als 99% r.F. nachweisen konnte.

Über die Arbeitsweise des respiratorischen Apparates der Zecken haben wir so gut wie keine Kenntnis. Nach außen sind die beiden Öffnungen des Tracheensystems durch - bei *Amblyomma variegatum* annähernd ohrenförmig aussehende - spirakuläre Platten bedeckt, auf denen jeweils eine längliche, anteroventral keulenförmig verdickte, stark pigmentierte Macula mit dem Ostium liegt. Zwischen Macula und äußerem Rand stellt sich die Stigmenplatte unter dem Lichtmikroskop als leicht genarbttes hellgraues bis weißliches Feld dar, das einer Fläche aus aneinandergereihten Bläschen ähnelt. Dieser Bereich der spirakulären Platte ist nach lichtmikroskopischen Befunden von Batelli (1891), Nuttal et al. (1908), Robinson und Davidson (1913) sowie nach raster-elektronenmikroskopischen Untersuchungen von Hinton (1967), Sixl et al. (1971), Woolley (1972), Roshdy u. Hefnawy (1973) und Roshdy (1974) an einer Reihe ixodider und argasider Zecken mit zahlreichen feinen Poren versehen, deren Anordnung und Zahl von Art zu Art variiert. Hingegen fanden Browning (1954a) bei *Ornithodoros moubata* und Arthur (1956) bei *Ixodes hexagonus* keine offenen Poren in der Stigmenplatte.

Eine bis heute andauernde Diskussion hat sich hinsichtlich des Ortes des Gasaustausches an der spirakulären Platte zwischen der Atmosphäre und dem Tracheenlumen und möglicher spirakulärer Verschlussmechanismen entwickelt. Ältere Arbeiten (Nuttal et al., 1908; Mellanby, 1935; Browning, 1954b) sehen einhellig das Ostium der Macula als Austauschöffnung an, die durch die wulstige Columella (Nuttal et al., 1908) bzw. Ostial-Lippe (Roshdy u. Hefnawy, 1973) verschlos-

sen werden kann. Arthur (1956) beschreibt einen Stigmenverschluß durch muskuläre Bewegung der Wände des Atriums. Hinton (1967) bestreitet die Funktion des Ostiums als Atemöffnung und sieht die Macula als Häutungsnarbe, das "so genannte Ostium" als kollabierte vollständig verschlossene Häutungsröhre an, durch die die nymphale Tracheenintima während der Häutung zum Adulten herausgezogen wird. Er hält stattdessen die Poren oder "Aeropylen" für den Ort des Gasaustausches zwischen Atmosphäre und Tracheenlumen und ist überzeugt, daß die Zeckenstigmen überhaupt keinen Verschlußmechanismus besitzen (siehe auch persönliche Mitteilung, Hinton, zitiert in Hefnawy, 1970). Woolley (1972) betrachtet die Aeropylen ebenfalls als Stellen des Gasdurchtritts und hält eine Kontrolle des Gasaustausches durch Konstriktion der Porenöffnungen für nicht ausgeschlossen. Die zahlreichen "primären und sekundären Atrialhöhlen" unmittelbar unter der spirakulären Platte könnten nach Meinung dieses Autors als Plastron funktionieren. Roshdy u. Hefnawy (1973) konnten in elektronenmikroskopischen Schnittserien nach Behandlung der untersuchten Zecken mit CO_2 - und Cyanid-Gas gute Anhaltspunkte dafür finden, daß das Ostium - in Übereinstimmung mit den älteren Arbeiten - der Ort des Gasdurchtritts durch die spirakuläre Platte ist und daß ein ausgeprägter Kontrollmechanismus einerseits durch die Ostial-Lippe und zum anderen durch einen ventilartigen Wulst am Eingang zur Atrialhöhle gegeben ist. In einer neueren Arbeit konnte Roshdy (1974) auch bei Zecken-Nymphen eine Ostial-Öffnung nachweisen, die allerdings die bei den Adulten übliche Ostial-Lippe nicht erkennen läßt. Der Verschluß der Nymphen-Stigmen kann nach Roshdy über eine Atrialklappe und Muskeln, die an der dorsalen und ventralen Wand des Atriums anheften, herbeigeführt werden.

Auf welchem Wege die Atemluft tatsächlich von den Tracheen an die Atmosphäre gelangt, werden weitere physiologische und morphologische Arbeiten zeigen müssen. Die Ergebnisse der in der vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen bezüglich der Wasserverluste über die Zeckenstigmen geben jedenfalls einige Anhaltspunkte für das Vor-

handensein eines für das Überleben der Tiere in trockener Luft entscheidenden Verschlusmechanismus des spirakulären Apparates.

Allein die Tatsache, daß sich die Wasserverluste Adulter von *A. variegatum* unter CO_2 -Einfluß drastisch bis auf das 17-fache erhöhen und daß diese Erhöhung durch experimentelles Blockieren der Stigmen unterbunden wird, kann kaum anders erklärt werden, als daß hier ein normalerweise sehr wirksamer Verschlusmechanismus des Tracheensystems außer Kraft gesetzt wird, sei es durch allgemeine CO_2 -Anaesthetie oder durch eine spezifische Wirkung des Kohlendioxids auf den Verschlusmechanismus selbst. Bei der histologisch-strukturellen Ähnlichkeit des Tracheensystems der Zecken mit dem der Insekten (Woolley, 1972) besteht Grund zu der Annahme, daß im Lumen des Tracheensystems der Zecken ähnlich hohe Luftfeuchtigkeiten herrschen, wie sie Beament (1964) bei *Periplaneta americana* fand. Permanentes Offenhalten der Stigmen würde unter dieser Voraussetzung auf Grund der hohen Wasserkonzentration im Tracheenlumen in nahezu allen Luftfeuchten zu deutlich erhöhten Wasserverlusten führen.

Die sehr niedrigen Verlustraten von *A. variegatum* Adulten in trockener Luft (0% r.F.) sowie die nur geringfügig kleineren Verluste der Tiere mit blockierter spirakulärer Platte unter sonst gleichen Bedingungen sind als Hinweis darauf zu sehen, daß diese Zeckenart offensichtlich ihre Stigmen in trockener Luft normalerweise überwiegend verschlossen hält. Ebenso dürfte das kontinuierliche Abnehmen der Wasserverluste bei längerem Aufenthalt in Feuchten unterhalb der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte auf Grund physiologischer Kontrolle über den spirakulären Verschluss zustande kommen. Diese Thesen werden weiter erhärtet durch den Verlauf der Netto-Austauschraten, die die Zecken in 93.5% r.F./Luft nach vorangegangenen Aufenthalt in 93.5% r.F./ CO_2 zeigten. Es ist wenig wahrscheinlich, daß die gleichbleibend hohen, z.T. sogar erhöhten Wasserverluste dieser Tiere in 93.5% r.F./Luft auf einen anhalten-

den Anaesthetie-Effekt zurückzuführen sind, da diese Tiere bereits wenige Minuten nach Beendigung des Aufenthaltes in CO_2 erhebliche Laufaktivitäten und normales Verhalten zeigten. Es ist vielmehr hoch suggestiv, daß diese Zecken zum Abbau der hohen CO_2 -Konzentrationen im Tracheensystem und den Geweben während dieser Zeit über lange Perioden den spirakulären Verschuß geöffnet hielten. Auch der deutliche Wechsel zwischen Perioden mit hohen und niedrigen Wasserverlusten sowie die allmähliche Zunahme der Sorptionsraten bei gleichzeitiger Abnahme der Transpirationsraten zwischen den Sorptionsphasen deuten darauf hin, daß die Adulten von *A. variegatum* nach längerem Aufenthalt in anaesthetisierenden Konzentrationen von Kohlendioxid in der Atemluft durch längere Phasen des Gasaustausches bei geöffneten Stigmen den hohen CO_2 -Gehalt des Körpers abbauen.

III. Untersuchungen über Ort und Mechanismus der aktiven Wasserdampfaufnahme

1. Die Rolle des Tracheensystems

Wie der vorangegangene Abschnitt gezeigt hat, hat das respiratorische System entscheidenden Anteil an der Einschränkung der evaporativen Wasserverluste ixodider Zecken. Als Ort der aktiven Sorption von Wasserdampf aus der Atmosphäre scheint das Tracheensystem in Anbetracht der Tatsache, daß auch Mehlmilben (*Acarus siro*) und Larven ixodider Zecken, die beide kein Tracheensystem besitzen, Wasserdampf sorbieren können, sowie der im Tracheensystem von Insekten nachgewiesenen sehr hohen Luftfeuchtigkeit, nicht in Frage zu kommen. Doch fehlt es bisher an einer direkten experimentellen Bestätigung dieser Annahme.

Der Versuch, die Rolle des Tracheensystems bei der aktiven Aufnahme von Wasserdampf durch experimentelles Blockieren der Stigmen zu klären, wurde bei Zecken bereits mehrfach unternommen (siehe S. 13), ohne daß es dabei zu einheitlichen Ergebnissen kam. Belozeroz u. Seravin (1960), Browning (1954a) und Hafez et al. (1970b) fanden, daß das Blockieren der Stigmen die Wasserdampfsorption bei Zecken unterbindet, wobei die beiden letztgenannten Autoren zugleich auf einen anaesthetie-ähnlichen Effekt dieser Behandlung bei Zecken hinweisen. Lees (1946) stellte bei drei Ixodiden-Arten keinerlei negativen Einfluß des Blockierens der Stigmen auf die Sorption fest; auch blieben die behandelten Tiere für mehrere Tage in aktivem Zustand. Lees weist allerdings in derselben Arbeit darauf hin, daß einzelne Zecken-Exemplare sehr bald nach der Behandlung in Regungslosigkeit verfielen und auch nicht zur Wasserdampfsorption in der Lage waren. Diese Tiere erlangten in einigen Fällen nach Entfernen des Verschlusmaterials von den Stigmen die Fähigkeit zur Aufnahme von Wasserdampf zurück. Die zwischen den untersuchten Zecken beobachteten Unterschiede werden in der zitierten Arbeit mit der unterschied-

lichen Effizienz des Gasaustausches durch das Zeckenintegument erklärt. Bull u. Smyth (1973) berichten in einer neueren Arbeit über drei an Reptilien vorkommende Ixodiden-Arten, daß das Blockieren der Stigmen bei den untersuchten Individuen keinen Einfluß auf die Wasserdampfsorption hatte.

Es kann nicht ganz ausgeschlossen werden, daß die uneinheitlichen Befunde der einzelnen Autoren auf verschiedene experimentelle Techniken und Materialien zurückzuführen sind, die zum Verschuß der Stigmen benutzt wurden. So fanden in den zitierten Arbeiten sehr verschiedene Verschußmaterialien Verwendung wie z.B. Zellulose-Paste, Nagellack, Kollodion und nicht näher spezifizierte Wachse.

Vor der Überprüfung des Einflusses blockierter Stigmenöffnungen auf die Wasserdampfsorption *Adulter* von *A. variegatum* erschien es daher notwendig verschiedene Substanzen auf ihre Eignung zum Abschluß des Tracheenlumens gegen die Luftfeuchtigkeit der umgebenden Atmosphäre zu testen. Zu diesem Zweck wurden bei Raumfeuchtigkeit von etwa 40% r.F. Streifen von Feuchte-Indikatorpapier (Kobalt-Thiocyanat-Papier) in beidseitig offene Glasröhrchen von 2.5 cm Länge und 0.5 cm Innendurchmesser eingebracht und die Öffnungen der Röhrchen anschließend mit den zu testenden Substanzen sorgfältig verschlossen. Die so vorbereiteten Testgefäße wurden für mindestens 14 Tage in Feuchtekammern hohen Luftfeuchtigkeiten von 93.5% r.F. bei 20° und 25°C ausgesetzt. Die tägliche Kontrolle des Indikatorpapieres ergab, daß einige der getesteten Materialien, wie Kakaobutter, die auf Grund des niedrigen Schmelzpunktes bereits durch die Wärme der Fingerkuppen geschmeidig wird und daher sehr schonend appliziert werden kann, sowie Parafilm-Membran bereits nach 2 bis 4 Tagen einen Ausgleich des Luftfeuchtegefälles zwischen Feuchtekammer und Teströhrchen zulassen. Mit Paraffin-Wachs (Erstarrungspkt. 42 - 44°C) ließen sich die Teströhrchen hingegen über Wochen absolut wasserdampfdicht verschließen. Im nachfolgend beschriebenen Experiment diente dieses Material zum Verschuß der Stigmen.

Einer Gruppe von zehn adulten *A. variegatum* Individuen wurde während eines 30-tägigen Aufenthaltes in 0% r.F. und

20°C ein Wasserdefizit von 25% des Anfangswassergehaltes beigebracht. Bevor die Tiere in hoher Luftfeuchtigkeit von 93.5% r.F. Gelegenheit zum Ausgleich des Wasserdefizits erhielten, wurden bei allen Individuen beide Stigmenplatten mit Paraffin-Wachs verschlossen. Obwohl sich die Zecken in einer beträchtlichen Wassermangel-Situation befanden, waren nur bei etwa der Hälfte der Tiere innerhalb der ersten 24 Stunden in 93.5% r.F. Netto-Wassergewinne von 0.06% des Originalgewichtes zu beobachten. Die übrigen Exemplare konnten in dieser Zeit lediglich Gleichgewicht auf dem sehr niedrigen Körper-Wassergehalts-Niveau halten. Während der nachfolgenden Tage verloren alle Individuen mit Raten von durchschnittlich 0.16% des O.G. pro Tag kontinuierlich kleine Beträge ihres Körperwassers. Nach Entfernen des Paraffin-Verschlusses von den Stigmenplatten begannen alle Zecken innerhalb von 48 Stunden mit der Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre (siehe Abb.30).

Die Ergebnisse dieses Experimentes zeigen deutlich, daß ixodide Zecken prinzipiell befähigt sind, auch mit blockierten Stigmen Wasserdampf aus der Atmosphäre zu sorbieren und daß somit das Tracheensystem nicht, wie von Mellanby (1932) und Belozerov u. Seravin (1960) postuliert, der Ort der aktiven Sorption sein kann. Der beobachtete Verlust der Fähigkeit zur aktiven Sorption von Wasserdampf aus der Atmosphäre etwa 1 1/2 Tage nach dem experimentellen Verschuß der Stigmen wird offensichtlich durch die Unterbindung des Gasaustausches über die Stigmen und die daraus resultierende Abnahme des O₂-Gehaltes bzw. Erhöhung des CO₂-Gehaltes im Tracheenlumen hervorgerufen. Wie bereits oben erwähnt, stellen die Zecken sehr bald nach dem experimentellen Blockieren der Stigmen jegliche lokomotorische Aktivität ein und wirken anaesthetisiert.

Experimente, bei denen zuvor partiell dehydrierte Adulte von *A. variegatum* einer CO₂-Atmosphäre von 93.5% r.F. ausgesetzt wurden, ergaben, daß bei *A. variegatum*, wie bei einigen anderen diesbezüglich untersuchten Arthropodenarten (vergl. u.a. Browning, 1954; Knülle, 1967; Noble-Nesbitt, 1969 und Knülle u. Devine, 1972), anaesthetisie-

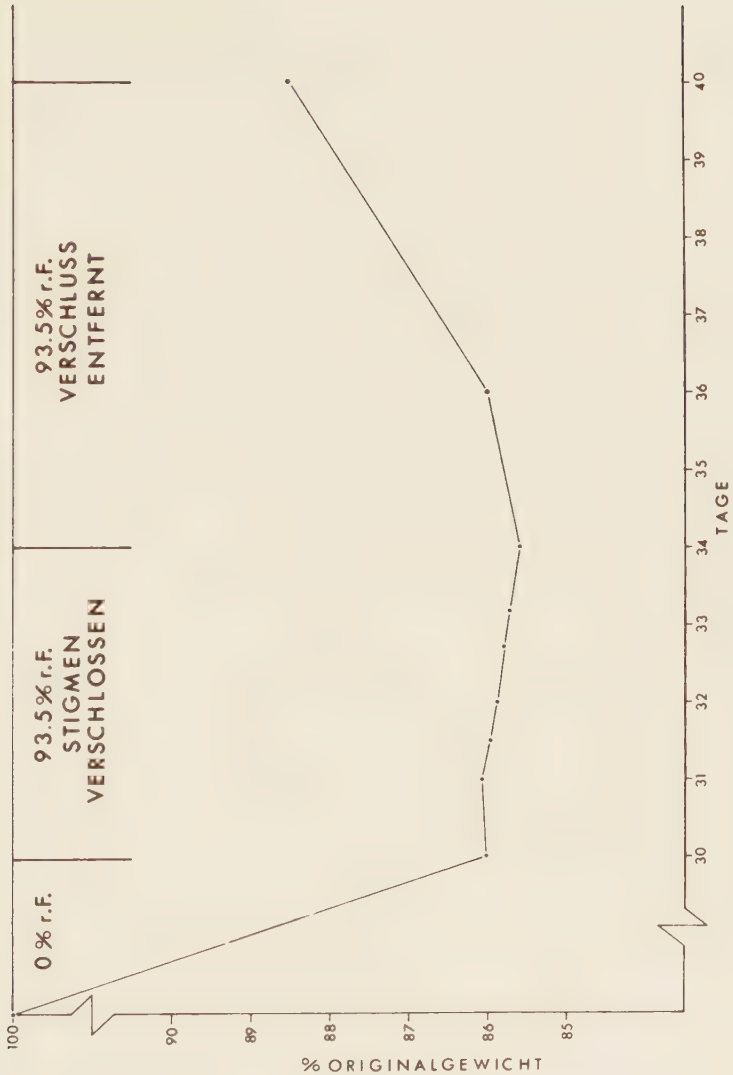


Abb. 30

Mittlere Gewichtsänderungen 10 Adulter von *A. variegatum* in 93.5% r.F. mit experimentell verschlossenen Stigmen und nach Entfernen des Stigmenverschlusses.

renden Kohlendioxid-Konzentrationen in der Atemluft die aktive Aufnahme von Wasserdampf aus Atmosphären mit hohen relativen Luftfeuchtigkeiten unterbinden (siehe Abb. 31).

2. Der Ort der aktiven Wasserdampfaufnahme

Zur Bestimmung des Ortes, an dem der Wasserdampf aus der Atmosphäre in den Zeckenkörper gelangt, wurden verschiedene Regionen des Zeckenkörpers mit Paraffin-Wachs gegen die umgebende Atmosphäre abgeschlossen. Als Testtiere dienten in diesem Experiment acht Wochen alte ungesogene adulte Männchen und Weibchen von *A. variegatum*, die zunächst während eines 3-4 wöchigen Aufenthaltes unter dehydrierenden Bedingungen von 33% r.F. bei 20°C ein Wasserdefizit von mehr als 20% des Körperwassergehaltes erlitten hatten. Anschließend wurden bei jeweils 10 Individuen die folgenden Körperregionen mit Paraffin-Wachs bedeckt: die Analöffnung, die gesamte Dorsalfläche des Idiosoma, die Ventralfläche mit Ausnahme der spirakulären Platten und der distale Teil des Kapitulum mit der Mundöffnung proximal bis zum Ansatz der Palpen an der Basis capituli. Nach einiger Übung dauerte das Auftragen des Paraffins mit der auf S. 20 beschriebenen Methode nicht länger als eine Minute pro Tier. Zum Verschuß der Mundöffnung wurden die Palpen, die dem aus den äußeren Chelicerenscheiden und dem Hypostom gebildeten Rostrum (distaler Teil des Kapitulum) in Ruhe beidseitig anliegen, mit Präpariernadeln abgewinkelt und das Rostrum in einem Zug bis zum Ansatz der Palpen an der Basis capituli durch die mit einem Tropfen erwärmten Paraffin-Waxes versehene Drahtschleife an der Spitze eines umgebauten Lötkolbens gezogen. Die Zecken wurden nach dem Auftragen des Paraffins zur Bestimmung der applizierten Wachsmenge erneut gewogen und anschließend in hoher Luftfeuchtigkeit von 93.5% r.F. bei 20°C gehalten. Eine Kontrollgruppe von 20 Tieren blieb ohne Paraffinbehandlung. Weitere Gewichtskontrollen zur Ermittlung der Netto - Wassergewinne bzw. Verluste fanden erstmalig nach drei Tagen, danach in Wochen-Abständen statt.

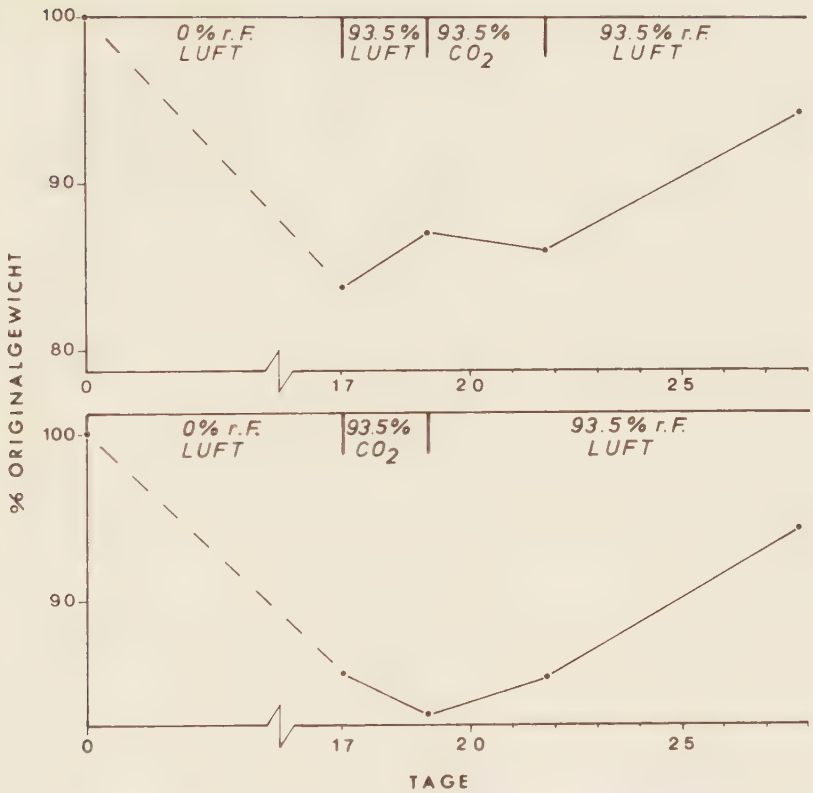


Abb. 31

Der Einfluß von CO₂ auf die Wasserdampfaufnahme. Dargestellt sind die mittleren Gewichtsänderungen 10 Adulter von *A. variegatum*.

Die Ergebnisse sind in Tab. 4 zusammengefaßt. Die Paraffinbehandlung der Dorsalfläche, der Ventralfläche und der Analöffnung ließ keinerlei negativen Einfluß auf die Sorption von Wasserdampf aus der Atmosphäre erkennen. Die beobachteten Aufnahmeraten unterscheiden sich nicht signifikant von der unbehandelten Kontrollen mit $3.0 \pm 0.7\%$ des Anfangswassergehaltes pro Tag. Die Tiere mit experimentell verschlossener Mundöffnung hingegen konnten keinen Nettowassergewinn erzielen, sondern verloren über einen Beobachtungszeitraum von 4 Wochen kontinuierlich im Durchschnitt $0.3 \pm 0.1\%$ ihres Körperwassers pro Tag (Vergl. auch Abb. 21, 24).

Kontrollexperimente:

Um zu prüfen, ob es durch die Behandlung der Zecken während des Auftragens des Paraffins auf das Kapitulum oder durch den bloßen Kontakt zwischen den Mundwerkzeugen und dem Paraffin bereits zu Beeinträchtigungen der Wasserdampfaufnahme kommt, wurden folgende Kontrollexperimente durchgeführt:

Einer Gruppe von 10 adulten *A. variegatum* Individuen, die während eines 4 wöchigen Aufenthaltes in 33% r.F. mehr als 20% ihres Körperwassers eingebüßt hatten, wurde nur die distale Hälfte des Rostrums mit Paraffin verschlossen. Dabei wurde darauf geachtet, daß der dorsale Spalt zwischen den beiden äußeren Chelicerenscheiden, die an der Basis capituli miteinander verwachsen, sowie die lateralen Zwischenräume zwischen Cheliceren und Hypostom im proximalen Drittel frei von Wachs blieben (siehe Abb. 32) und somit Verbindungen zwischen Buccal-Kanal und umgebender Luft offen blieben. Alle Individuen dieser Testgruppe waren fähig, Wasserdampf aus der Atmosphäre aufzunehmen. Die Aufnahme-rate war mit durchschnittlich $2.9 \pm 0.5\%$ des Anfangswassergehaltes pro Tag nicht von der unbehandelten Tiere zu unterscheiden.

Ohne jeglichen Einfluß auf die Wasserdampfsorption blieb auch das Bedecken des proximalen Abschnitts des Kapitulums im Bereich der sogenannten Area porosa.

Adulte von <i>A. variegatum</i>				
Gewicht nach 4 Wochen in trockener Luft (33% r.F.; 20°C)	Wasserverlust	mit Paraffin behandelte Körperregionen	Aufnahme-/Verlust pro Tag bei anschlies- sendem Aufenthalt in 93.5% r.F.; 20°C	
% Originalgewicht	% Anfangs- Wassergehalt		% Anfangs- Wassergeh.	% Original- gewicht
80.6±3.32	32.4±5.53	Dorsalfäche des Idiosoma total	+3.1±0.77	+1.9±0.46
90.6±1.66	15.6±1.10	Ventralfläche des Idiosoma außer Stigmen	+2.9±1.41	+1.7±0.85
86.4±1.12	22.7±1.87	Analöffnung	+3.4±0.55	+2.0±0.33
87.5±2.55	20.8±4.25	Rostrum distal	+2.9±0.46	+1.7±0.28
85.2±4.14	24.7±6.90	Rostrum total	-0.3±0.07	-0.2±0.04
ohne Aufenthalt in trockener Luft	ohne Aufent- halt in trok- kener Luft	Rostrum total	-0.2±0.12	-0.1±0.07
87.2±4.93	21.3±8.22	unbehandelte Kontrollen	+3.0±0.70	+1.8±0.42

Tab. 4

Der Einfluß des Bedeckens verschiedener Körperregionen auf die Wasserdampfaufnahme



Männchen von *A. variegatum*, bei dem der distale Abschnitt des Rostrums mit Paraffin-Wachs verschlossen wurde. Der Pfeil weist auf den dorsalen Spalt zwischen den beiden äusseren Chelicerenscheiden hin.



Weibchen von *A. variegatum*, bei dem das Rostrum bis zur Basis capituli mit Paraffin-Wachs verschlossen wurde. (Aus optischen Gründen wurde bei den abgebildeten Exemplaren das Wachs erheblich dicker aufgetragen als bei den im Experiment benutzten Tieren).

Bei einer weiteren Testgruppe zuvor partiell dehydrierter Zecken wurde das Rostrum bis zur Basis capituli vollständig mit Paraffinwachs bedeckt und das applizierte Wachs nach einem Tag mit einer Präpariernadel wieder entfernt. Obwohl die Präparation nicht sehr schonend vorgenommen werden konnte, da das Paraffin außerordentlich gut an der Kutikula haftete und z.T. zwischen Cheliceren und Hypostom geflossen war, begannen auch diese Zecken anschließend mit der Aufnahme von Wasserdampf.

Darüberhinaus zeigte sich bei einem großen Teil der Zecken, deren Mundteile völlig mit Paraffinwachs verschlossen worden waren, daß der Wachsüberzug nach etwa 4 Wochen - möglicherweise durch ausgestoßenen Speichel - von innen her weich wurde, sich im Verlauf einer weiteren Woche ringsum nach und nach von den Mundteilen löste und schließlich wie ein Hut vom Kapitulum abgenommen werden konnte. Dieser Vorgang wurde begleitet von einem allmählich ansteigenden Netto-Wassergewinn, beginnend mit einem Gewinn von etwa 0.5% des Anfangswassergehaltes in den ersten Tagen bis zu einem Gewinn von etwa 3% nach Entfernen des Paraffinhutes.

Zusammenfassend ist den beschriebenen Experimenten zu entnehmen, daß ein vollständiger Verschuß der Mundöffnung mit Paraffinwachs die Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre unterbindet, während das Auftragen von Paraffin auf andere Körperregionen keinerlei negativen Einfluß auf die Wasserdampfsorption zeigt.

Daß der Wasserdampf aus der umgebenden Atmosphäre tatsächlich über die Mundöffnung aufgenommen wird, konnte in einem Experiment gezeigt werden, bei dem ein Verschuß des Mundes mit Paraffin nicht erforderlich war.

Zu diesem Zweck wurde das Rostrum einer partiell dehydrierten Zecke bis zum Ansatz der Palpen an der Basis capituli durch eine mit einer zusätzlichen Paraffinschicht verstärkte Parafilm-Membran gesteckt. Diese Membran wurde zwischen die offenen Enden zweier Glasröhrchen mit plan- geschliffenem Rand, einem Innendurchmesser von 5 mm und einer Länge von 20 mm eingespannt, sodaß das Rostrum in

das eine und der restliche Körper in das andere Röhrchen ragte (siehe Abb. 33). Obwohl das dorso-ventral abgeflachte Zeckenidiosoma in der Mediane des Glasröhrchens nur gerade Platz fand und beidseitig durch die Wand des Glasröhrchens gehalten wurde, gelang es den Tieren, durch kräftige Beinarbeit die Körperstellung nach und nach zu verändern und das Kapitolum in vielen Fällen aus der Membran zu befreien. Durch Zusammenbinden der jeweils vier Beine beiderseits des Körpers mit einem feinen Nylonfaden konnte dieser Vorgang unterbunden werden. Die Durchtrittsstelle des Kapitulum durch die Parafilmmembran sowie die Nahtstelle zwischen den beiden Glasröhrchen wurde sorgfältig mit warmem Paraffinwachs abgedichtet. Die gegenüberliegenden Enden der Glasröhrchen erhielten einen Verschuß aus Parafilm-Membran und einer zusätzlichen Paraffinwachs-Schicht. Mit der Nadel einer Mikroliterspritze wurde durch diese Membran hindurch in beide Röhrchen jeweils 1 Mikroliter gesättigter KNO_3 -Lösung als kleiner Tropfen an der Wand der Glasröhrchen in der Nähe der Mundwerkzeuge bzw. des Idiosomas abgesetzt, ohne daß der Zeckenkörper in direkten Kontakt mit den Tropfen kommen konnte. Über gesättigter KNO_3 -Lösung stellt sich in einem abgeschlossenen Luftraum bei 20°C eine relative Luftfeuchtigkeit von 93.5% ein. Die Einstichstellen der Nadel an der Parafilm-Membran wurden unmittelbar nach Einbringen der Salzlösung mit erwärmtem Paraffin-Wachs abgedichtet. Um ein Entweichen auch geringster Mengen von Wasserdampf aus den Röhrchen, hervorgerufen durch den Feuchtegradienten zwischen dem Lumen der Glasröhrchen und der normalerweise recht niedrigen Raumfeuchte, vollständig ausschließen zu können, wurde das System in ein geschlossenes Glasgefäß über gesättigte KNO_3 -Lösung gebracht und unter einem Stereomikroskop beobachtet.

Insgesamt wurde dieses Experiment mit 15 Adulten, Männchen und Weibchen, von *A. variegatum* durchgeführt.

Nach frühestens 15 und spätestens 44 Stunden hatte sich in dem Glasröhrchen, in welches das Kapitolum hineinragte, aus dem Tropfen KNO_3 -Lösung ein großes feuchtes KNO_3 -Kristall gebildet (siehe Tab. 5), während der Tropfen KNO_3 -

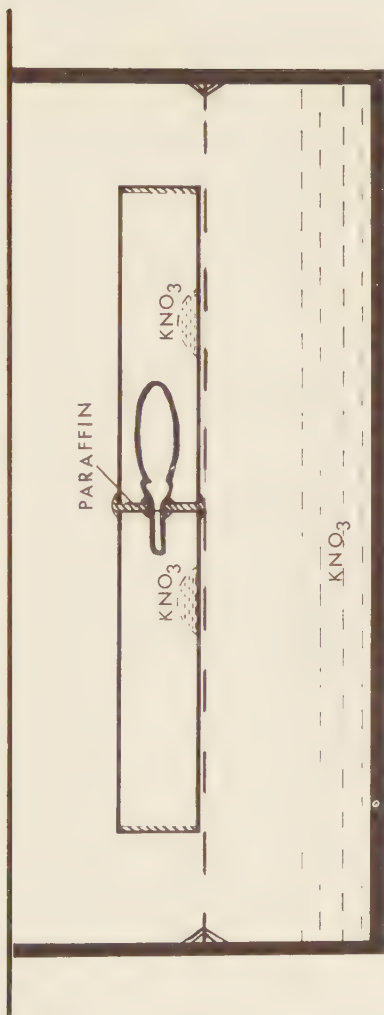


Abb. 33

Experimenteller Aufbau zur Bestimmung des Ortes der aktiven Wasserdampfaufnahme (ausführliche Beschreibung im Text)

Originalgewicht aus 93.5 % r.F. mg	Länge des Auf- enthalts in trockener Luft (33% r.F.) Tage	Gewicht am Ende des Aufenthalts in 33% r.F. % Originalgewicht	Dauer bis zum Auftreten feuchter KNO ₃ -Kristalle nahe der Mundöffnung Stunden	Berechnete Aufnahmerate pro Tag % Originalgewicht
21.296	30	81.7	28	2.29
32.748	30	80.9	20	2.09
26.490	30	82.1	32	1.61
31.048	30	80.2	23	1.92
28.964	30	82.4	44	1.07
38.731	30	81.5	28	1.26
30.692	30	82.0	40	1.11
30.543	30	80.5	29	1.54
23.842	14	81.6	46	1.25
28.520	14	81.0	36	1.33
28.926	14	81.9	25	1.89
37.016	14	89.2	17	2.17
40.004	14	88.1	15	2.28
34.366	14	85.6	25	1.73
33.202	14	86.3	30	1.37

Wasserdampfaufnahme über die Mundöffnung Adler von A. variegatum

Tab. 5

Lösung auf der Seite des übrigen Zeckenkörpers in allen Fällen unverändert blieb.

Die Menge Wassers, die von einem Tropfen gesättigter KNO_3 -Lösung mit einem Volumen von 1 Mikroliter bis zum Auftreten feuchter KNO_3 -Kristalle, wie sie im Experiment beobachtet wurden, an die umgebende Luft abgegeben wird, wurde gravimetrisch mit der Gram-Mikrowaage ermittelt. Im Durchschnitt beträgt diese Menge 575 Mikrogramm. Davon werden nur 3.6 Mikrogramm benötigt, um die relative Luftfeuchtigkeit der 392 mm^3 Luft in einem der beiden Glasröhrchen von etwa 40% r.F. (Raumfeuchte) auf 93.5% r.F., der Gleichgewichtsluftfeuchte über gesättigter KNO_3 -Lösung, zu erhöhen; d.h. etwa 570 Mikrogramm Wasserdampf müssen während des jeweiligen Beobachtungszeitraumes von der Zecke über die Mundregion aufgenommen worden sein. Die Aufnahmeraten pro Tag, die sich aus diesem Wert für die beobachteten Zecken errechnen lassen (siehe Tab. 5), liegen zwischen etwa 1.1% und 2.3% des Originalgewichtes und sind mit durchschnittlich 1.7% in guter Übereinstimmung mit der Netto-Aufnahmerate von etwa 1.8% des Originalgewichtes pro Tag, die bei entsprechend dehydrierten Zecken in 93.5% r.F. bei 20°C gefunden werden.

Die Ergebnisse dieses Experimentes zeigen eindeutig, daß der Verschuß der Mundöffnung durch Auftragen von Paraffin-Wachs auf die distale Region des Kapitulum bei Adulten von *A. variegatum* nicht die Aufnahme von Wasserdampf mittelbar an irgendeiner Stelle des Körpers beeinträchtigt, sondern direkt den Ort der Aufnahme blockiert.

Im Folgenden konnte daher das Blockieren der Mundöffnung mit Paraffin-Wachs als adäquate Methode zur Überprüfung der Rolle der Mundöffnung bei der Wasserdampfsorption von Nymphen und Larven von *A. variegatum* sowie von den Adulten dreier anderer Ixodiden-Arten, die im Institut für Veterinärparasitologie der F.U.B. verfügbar waren, benutzt werden, deren Rostrum zudem, verglichen mit dem von adulten *A. variegatum* Individuen, recht kurz ist und Versuche mit Paraffin-Membranen, wie oben beschrieben, kaum zuließen.

Ungesogene Nymphen von *A. variegatum* wiegen im Gleichgewicht mit 93.5% r.F. durchschnittlich 1.33 ± 0.19 Milligramm. Zur Ermittlung der Netto-Transpirations- und Sorptionsraten wurden 20 Nymphen für 4 Tage in 0% r.F. und danach für 2 Tage in 93.5% r.F. bei 20°C gehalten. Nach 4 Tagen in trockener Luft hatte sich das Originalgewicht auf 92.7% reduziert. Mit 100.7% erreichten die Tiere nach zweitägigem Aufenthalt in 93.5% r.F. wieder ihr Originalgewicht. Dieselben 20 Individuen wurden anschließend erneut in trockener Luft von 0% r.F. bei 20°C partiell dehydriert, bis sie nach 8 Tagen etwa 11% ihres Originalgewichtes verloren hatten.

Bevor die Nymphen in 93.5% r.F. die Möglichkeit zur Aufnahme von Wasserdampf erhielten, wurde bei 10 Exemplaren der distale Teil des Kapitulums bis zum Ansatz der Palpen mit Paraffinwachs bedeckt. In Abb. 34 ist der Gewichtsverlauf je 4 behandelte und 5 unbehandelte Nymphen dargestellt.

Wie bei den Adulten unterbleibt auch bei den Nymphen von *A. variegatum* bei blockierter Mundöffnung die Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre. Die behandelten Tiere verlieren stattdessen täglich 0.8% ihres Originalgewichtes. Nach 6 Tagen wurde das Paraffinwachs mit einer feinen Nadel vom Kapitolum entfernt. Während dieser Arbeit, die pro Tier 5 - 10 Minuten erforderte, mußten die Nymphen im CO₂-Strom anaesthetisiert werden, da Festnadeln auf Styropor wie bei den Adulten (siehe S. 21) auf Grund der geringen Größe nicht möglich war. Alle Nymphen begannen nach 1 bis 2 Tagen mit der Aufnahme von Wasserdampf (siehe Abb. 34).

Für entsprechende Untersuchungen an den Larven von *A. variegatum* mußte aus den auf S. 42ff dargestellten Gründen die registrierende Waage zur Bestimmung des Netto-Wasser-austausches benutzt werden. In Abb. 35 sind die kontinuierlichen Gewichtsaufzeichnungen für ein Larven-Individuum dargestellt. Diese Larve war zuvor bereits dreimal in trockener Luft partiell dehydriert worden und hatte in hoher Luftfeuchtigkeit von 92.5% r.F. bei 25°C das jeweilige Wasserdefizit zu einem hohen Prozentsatz ausgleichen

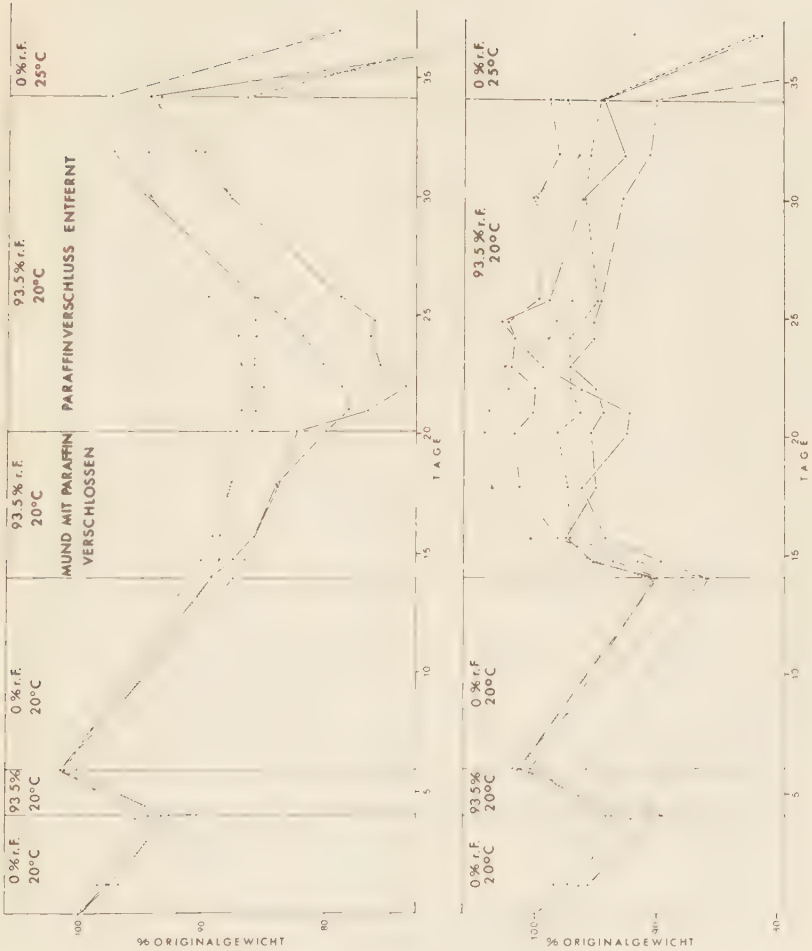


Abb. 34

Gewichtsänderungen einzelner Nymphen von *A. variegatum* mit experimentell verschlossener und unbehandelter Mundöffnung.

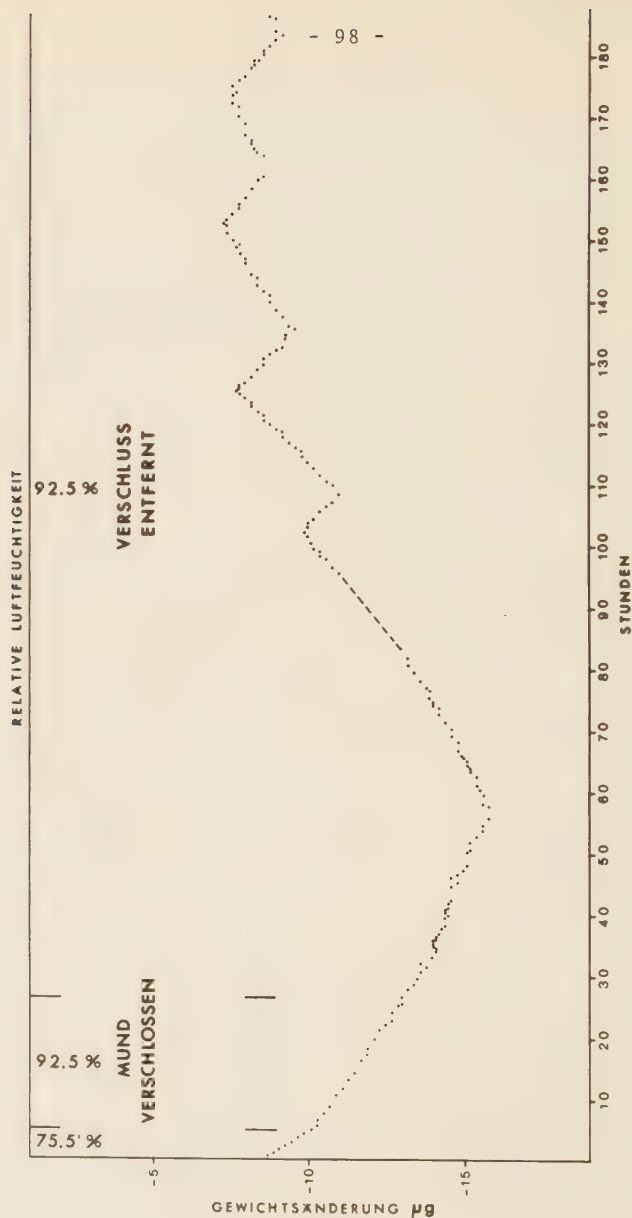


Abb. 35

Gewichtsaufzeichnungen einer registrierenden Waage für eine Larve von *A. variegatum* in 0.2 - µg-Schritten punktweise übertragen. Die Aufzeichnungen stellen die unmittelbare Fortsetzung von Abb. 14 dar. (siehe S. 39)

können (vergl. Abb. 14). Vor der Paraffinbehandlung wurde dem Tier während eines 2 1/4 stündigen Aufenthaltes in 0% r.F. und eines anschließenden 13 1/2 stündigen Aufenthaltes in 75.5% r.F. erneut ein Wasserdefizit von 6.1 Mikrogramm, das sind 8.4% des Originalgewichtes, beigebracht.

Mit blockierter Mundöffnung war die Larve in 92.5% r.F. bei 25°C nicht in der Lage, Wasserdampf aufzunehmen, sondern verlor pro Tag 3.1 Mikrogramm, das sind 4.3% des Originalgewichtes (siehe Abb. 35). Nach 24 Stunden wurde das Paraffinwachs wie bei den Nymphen unter CO₂-Anaesthesie vom Kapitulum entfernt. Obwohl dieser Vorgang fast 15 Minuten in Anspruch nahm und obwohl die Larven in der Regel sehr empfindlich auf experimentelles Hantieren reagieren (siehe oben), begann das untersuchte Exemplar nach 28 Stunden mit der Aufnahme von Wasserdampf.

Untersuchungen an 5 weiteren Larven bestätigten, daß nach Verschluß der Mundöffnung ein Netto-Wassergewinn in hohen Luftfeuchtigkeiten auch bei diesem Entwicklungsstadium nicht möglich ist.

Zu ähnlichen Ergebnissen (siehe Tab. 6) führten auch entsprechende Experimente mit ungesogenen Adulten von *Rhipicephalus bursa*, *Hyalomma anatolicum excavatum* und *Hyalomma schulzei*.

Da darüberhinaus Voruntersuchungen von Bull and Smyth (1973) an *Aponomma hydrosauri*, *Amblyomma limbatum* und *Amblyomma albolimbatum* ergaben, daß Bedecken des Kapitulum mit Wachs die Wasseraufnahme unterband, kann zusammenfassend festgestellt werden, daß die aktive Aufnahme von Wasserdampf aus der umgebenden Atmosphäre mit dem Ziel, ein Gleichgewicht des Körperwassergehaltes einzustellen oder aufrecht zu halten, bei ixodiden Zecken über die Mundöffnung stattfindet.

Art	Original- gewicht aus 93.5% r.F. 20°C mg	Gewicht nach Aufenthalt in 0% r.F.; 25°C % Originalgew.	Verlustrate pro Tag in 0% r.F. % Original- gewicht	Behandlung	Gewicht nach 7 Tagen in 93.5% r.F. 20°C % Originalgew.	Aufnahme-/ Verlustrate pro Tag in 93.5% r.F.
Rhipicephalus bursa	3.813±0.63	(n. 12 Tagen) 80.0±3.00	-1.67±0.25	unbehandelt	100.4±3.16	+2.96±0.43
				Mund verschlossen	77.9±3.47	-0.33±0.04
Hyalomma schulzei	22.849±2.06	(n. 19 Tagen) 83.1±3.73	-0.89±0.20	unbehandelt	98.9±3.35	+2.06±0.53
				Mund verschlossen	79.1±2.39	-0.38±0.07
Hyalomma anatolicum excavatum	13.277±2.25	(n. 14 Tagen) 86.0±3.89	-1.00±0.28	unbehandelt	101.5±4.91	+3.95±0.80
				Mund verschlossen	84.49±2.67	-0.43±0.06

Tab.6

Der Effekt experimentellen Blockierens der Mundöffnung auf die Wasserdampfaufnahme der Adulten dreier ixodider Zeckenarten

3. Der Aufnahmemechanismus

Es gibt gute Hinweise, daß die Speichelsekretion eine entscheidende Rolle bei der Aufnahme von Wasserdampf ixodider Zecken spielt, wie die folgenden Beobachtungen zeigen.

Bei ungesogenen Adulten von *A. variegatum*, denen während eines mehr als 45-tägigen Aufenthaltes in niedriger Luftfeuchtigkeit von 33% r.F. ein erhebliches Wasserdefizit von 45 - 50% des Körperwassers beigebracht wurde, konnte die Sekretion einer klaren Flüssigkeit aus dem Rostrum beobachtet werden. Diese Flüssigkeit sammelte sich zwischen den Palpen und dem Rostrum und trocknete bei niedrigen Luftfeuchtigkeiten (30 - 40% r.F.) sehr schnell zu einer weißen kristallinen Substanz (siehe Abb.36). Die Kristalle blieben sowohl bei weiterem Aufenthalt der Zecken in 33% r.F. als auch in 75.5% r.F. für Tage am Capitulum bis zum Tod der Tiere, der nach Wasserverlusten von etwa 60% eintrat. Wurden die Zecken hingegen in Luftfeuchtigkeiten oberhalb der Kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte, also in Luftfeuchtigkeiten von mehr als 85% r.F. gebracht, so löste sich die kristalline Substanz innerhalb weniger Minuten in absorbiertem Wasser, und die Flüssigkeit wurde anschließend in 3 - 4 Zügen in das Rostrum hineingesogen.

Kristallines Material gleichen Aussehens konnte auch bei extrem dehydrierten Nymphen von *A. variegatum* beobachtet werden.

Bei mehr als 20 Adulten wurde kristallines Sekret vom Capitulum abpräpariert, auf einem Aluminium-Waagschälchen von 12 mm Durchmesser gesammelt und in flachen Feuchtekammern nacheinander einer Serie von ansteigenden Luftfeuchtigkeiten ausgesetzt.

Beobachtungen mit dem Stereomikroskop ergaben, daß die Kristalle in Luftfeuchtigkeiten unterhalb von 75%r.F. unverändert blieben. Bei 75% r.F. erschienen sie nach einiger Zeit feucht-glänzend, ohne jedoch zu zerfließen. Bei Luftfeuchtigkeiten oberhalb von 80% r.F. hingegen nahmen die Kristalle in wenigen Sekunden beträchtliche Wassermengen



Abb. 36

Ventralansicht des Rostrums eines extrem dehydrierten Männchens von *A. variegatum* mit kristallinem Speicheldrüsensekret (Pfeile)

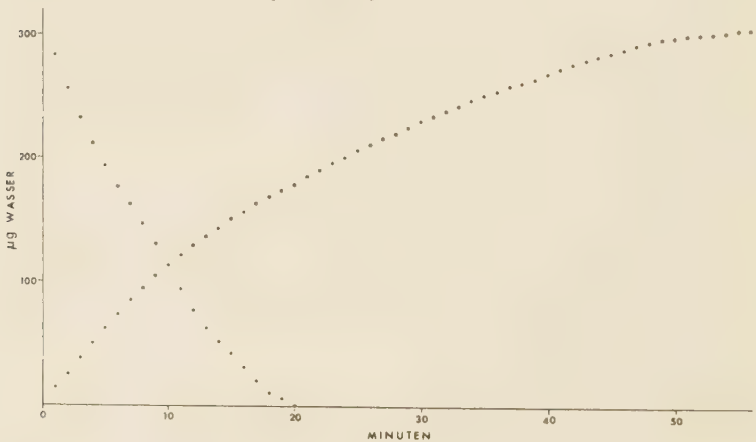


Abb. 37

Wasserdampfaufnahme einer Probe von 115 µg kristallinen Speicheldrüsensekretes in 93.5% r.F. und Wasserverlust in 0% r.F.

auf und zerflossen nach einigen Minuten zu einem Tropfen, der während der nachfolgenden 2 - 3 Stunden beständig anwuchs.

Die Wasseraufnahme-Kapazität der Kristalle konnte auf der Mikro-Waage verfolgt werden. Die von etwa 25 Zecken zusammengetragene Probe wog bei 35% r.F. (Raumfeuchte) 115 Mikrogramm. Wurde in die Wägekammer eine Schale mit gesättigter KNO_3 -Lösung eingebracht, über der sich bei 25° C 92.5% r.F. einstellt, so absorbierte die Probe innerhalb einer Stunde 310 Mikrogramm Wasser. Nach etwa 3 Stunden stellte sich nachdem insgesamt 350 Mikrogramm Wasser aufgenommen worden waren ein Gleichgewicht ein. (Vergl. Abb. 37; da sich in der Wägekammer erst etwa 1 Stunde nach Einbringen der KNO_3 -Lösung eine Luftfeuchtigkeit von 90% r.F. eingestellt hatte, erfolgte die Wasseraufnahme hier augenscheinlich langsamer als in den flachen Feuchteammern.)

Wurde die Lösung der kristallinen Substanz anschließend in Luftfeuchten unterhalb von 75% r.F. übertragen, so kristallisierte sie sehr schnell wieder aus.

Zur Überprüfung, ob es sich bei der ausgestoßenen Flüssigkeit um Speicheldrüsensekret handelt, wurden bei einigen gut hydrierten sowie bei partiell dehydrierten Adulten von *A. variegatum* durch Entfernen der Cheliceren und des distalen Abschnitts des Integumentes dorsal am Capitulum bis zur Area porosa die Buccalhöhle und das Salivarium mit den beiden postero-lateral einmündenden Speicheldukten freigelegt. Bei der Präparation wurde darauf geachtet, daß der Haemolymph-Verlust gering blieb. Einige Zecken überlebten im präparierten Zustand noch für mehrere Wochen.

In allen Fällen konnte in den Speicheldukten und z.T. auch im Salivarium im durchscheinenden Licht einer Punkt-lampe flüssiges Speichelsekret festgestellt werden. Ferner war zu erkennen, daß die Tiere in unregelmäßigen Abständen von 2 - 40 Minuten rasche, pulsierende Bewegungen im Bereich des Salivariums ausführten, bei denen das Speichelsekret z.T. aus dem Salivarium bis in den apikalen Bereich der Dorsalfläche des Hypostoms gestoßen wurde und anschließend wahrscheinlich durch die unterhalb des Salivariums gelegene

Pharyngealöffnung, wieder eingesogen wurde. Nach einiger Zeit blieben bei Raumfeuchtigkeit (30 - 40% r.F.) kristalline Reste des Sekretes auf der Dorsalfäche des Hypostoms zurück, die in ihrer Konsistenz den eingetrockneten Sekretreständen am Capitulum extrem dehydrierter Zecken glichen. Pulsierende Bewegungen der Muskulatur im Bereich des Pharynx konnten auch bei nicht präparierten Tieren im Durchlicht trotz der starken Sklerotisierung der Basis capituli gerade noch wahrgenommen werden. Außerdem war in dem Buccalkanal Flüssigkeit feststellbar.

Es besteht kein Zweifel, daß es sich bei der von extrem dehydrierten Zecken in größeren Mengen über das Rostrum abgegebenen Flüssigkeit um ein Sekret der Speicheldrüsen handelt, welches offensichtlich auch bei hydrierten Tieren in den Speicheldukten sowie im Salivarium und der Buccalhöhle in geringeren Mengen vorhanden ist.

Die chemische Analyse des Speichelsekretes wurde dadurch erschwert, daß nur außerordentlich geringe Mengen gewonnen werden konnten. Eine vorläufige Analyse, die von Professor Wiesenberger vom Institut für Anorganische Chemie der Freien Universität Berlin durchgeführt wurde, ergab, daß der kristalline Rückstand des Speichelsekretes größere Mengen von Natrium und Kalium enthält, wobei Natrium der Menge nach überwiegt. Magnesium war nicht nachweisbar. Die Anionen konnten nicht identifiziert werden; Chlorid, Nitrat, Sulfat und Phosphat waren in der wässrigen Lösung nicht nachweisbar. Die wässrige Lösung reagiert neutral.

Um größere Mengen des Speicheldrüsensekretes zu gewinnen, wurde eine ähnliche Methode benutzt, wie sie Tatchell (1967a) für gesogene Zecken beschrieben hat. Ungesogene Adulte von *A. variegatum* wurden mit Insektennadeln auf einer Styroporunterlage, wie auf S. 11 beschrieben, ruhiggestellt. Über das Rostrum wurde bis zum Ansatz der Palpen ein Polyäthylenschlauch mit 0,1 mm Innendurchmesser geschoben, dessen Öffnung soweit gedehnt wurde, daß das Rostrum gerade hineinfaste und mit der Innenwand bündig abschloß. Auch die Gelenkhaut eines Beines erhielten die so

vorbereiteten Tiere eine Injektion von 0.5 Mikroliter isotonischer NaCl-Lösung (345 mOsm), die 3% des para-sympathetischen Stimulanz Pilocarpin enthielt. Bereits 2 bis 3 Minuten nach der Injektion begannen die Zecken bei gleichzeitigem alternierendem Vorschieben und Zurückziehen der Cheliceren schubweise Speichel auszustoßen. Nach 10 Minuten betrug die Menge abgegebenen Speichels 1 Mikroliter, nach etwa einer Stunde waren es 2 Mikroliter. Wiederholt wurden zwischen den einzelnen Phasen der Speichelabgabe größere Mengen des Sekretes, bis zu 1/2 Mikroliter, wieder eingesogen.

Der durch Pilocarpin-Stimulation gewonnene Speichel unterschied sich allerdings in zwei Punkten erheblich von dem der extrem dehydrierten Zecken. Zum einen verlor er nur verhältnismäßig langsam Wasser an umgebende trockene Luft und zeigte auch nicht die drastische Wasseraufnahme, die beim Speichelsekret extrem dehydrierter Zecken zu beobachten war. Darüberhinaus begann die Speichelsekretion mit der Abgabe einer milchig-weißen viscosen Komponente, die sich am Rostrum zu einem Latex-ähnlichen Material verfestigte. Bei diesem Material handelt es sich offensichtlich um den häufig beschriebenen "Zement", mit dem ixodide Zecken die Mundwerkzeuge während des Saugaktes in der Stichwunde am Wirt verankern.

Das Ergebnis der Pilocarpin-Stimulationsmethode zeigt deutlich, daß die auf diese Weise eingeleiteten sekretorischen Aktivitäten der Speicheldrüsen bei ungesogenen Adulten von *A. variegatum* nicht denen "normaler", unbehandelte Tiere entsprechen.

Kritische Anmerkungen über die Vergleichbarkeit der durch Stimulanzien wie Pilocarpin hervorgerufenen Speichelsekretion mit der natürlich ablaufenden sind auch bei Tatchell (1967a) sowie bei Barker et al. (1973) nachzulesen. Beide Arbeiten befassen sich allerdings mit den sekretorischen Aktivitäten der Speicheldrüsen gesogener Ixodiden.

Weitere Aufschlüsse über den Beitrag der Speicheldrüsen zum Wassergleichgewicht ixodider Zecken waren aus einem

Experiment zu erwarten, in dem die Fähigkeit zur Aufnahme von Wasserdampf bei Adulten von *Hyalomma anatolicum excavatum* überprüft wurde, die stark mit *Theileria annulata* infiziert waren.

Die Theilerien gelangen während des Saugaktes mit dem aufgenommenen Blut in das Darmlumen der Zecken, von hier durch die Zellen des Mitteldarms in die Haemolymph und dringen schließlich in verschiedene innere Organe, unter anderem in die Speicheldrüsen, ein. In den Speicheldrüsen werden nur die Alveolen-Typen II und III befallen (Balashov, 1968), in deren Zellen die Theilerien eine rasche Vermehrung durchmachen. Bei starken Infektionen werden die Zellen vollständig zerstört, und schließlich zerfällt der gesamte Alveolus.

Sektionen der im Experiment benutzten stark infizierten Adulten von *H. anatolicum excavatum* ergaben, daß von den normalerweise beidseitig den größten Teil des Haemocoels ausfüllenden traubenförmigen Drüsenkörpern nur noch die beiden Hauptdukte eingehüllt von einer Lage dicht gepackter Alveolen vom Typ I vorhanden waren.

Zwanzig infizierte ungesogene Adulte wurden für 14 Tage in 33% r.F. dehydriert und anschließend in 93.5% r.F. bei 20°C gehalten. Zwanzig Exemplare, die frei von Theilerien waren, dienten als Kontrollen. Alle Zecken begannen innerhalb von zwei Tagen mit der Aufnahme von Wasserdampf aus der Atmosphäre. Verglichen mit den nicht-infizierten Kontrollen, bei denen die Aufnahmerate 3.7% des Originalgewichtes pro Tag betrug, lag die Aufnahmerate bei den infizierten Zecken mit durchschnittlich 1.1% pro Tag allerdings deutlich niedriger. Pilocarpin-Stimulation führte bei infizierten Tieren zu keiner Speichelsekretion, während bei nicht-infizierten Exemplaren, wie bei *A. variegatum*, große Speichelmengen einschließlich "Zement" ausgestoßen wurden.

Diskussion

Die Funktion der Speicheldrüsen ixodider Zecken ist vor allem im Zusammenhang mit dem Saugakt und der Konzentrierung des Blutes während des Saugaktes in einer Reihe von Arbeiten untersucht worden. Während des Saugaktes werden die Zecken - ganz im Gegensatz zur Situation während der langen "Hungerphasen", in denen die Wasserverluste eingeschränkt werden müssen - mit dem Problem konfrontiert, das mit der Blutmahlzeit aufgenommene überschüssige Wasser, sowie einen Teil der Ionen des Wirtsblutes möglichst schnell aus dem Körper zu eliminieren. Diese Aufgabe wird bei argasiden Zecken von den Coxal-Organen übernommen, die den Ixodiden jedoch fehlen.

Untersuchungen von Gregson (1967), Tatchell (1967a,b, 1969), Kitaoka und Morii (1970) sowie von Kaufman und Phillips (1973a,b,c) führten übereinstimmend zu dem Ergebnis, daß bei Ixodiden die Speicheldrüsen die entscheidenden Organe für das Wasser- und Ionengleichgewicht während der Blutaufnahme sind, indem über das Speicheldrüsensekret große Mengen des mit der Blutmahlzeit aufgenommenen Wassers zusammen mit einigen Ionen in das Wirtstier zurückgegeben werden.

Balashov (1968), Kirkland (1971) und Coons und Roshdy (1973) halten es auf Grund ultrastruktureller Befunde für sehr wahrscheinlich, daß der Alveolen-Typ I ("Pyramidal-Alveolus", Balashov, 1968) der Speicheldrüsen, der keine Sekretgranula enthält, an osmo- und ionenregulatorischen Prozessen während der Nahrungsaufnahme beteiligt ist. Die Zellen dieses Alveolen-Typs weisen umfangreiche Einfaltungen der basalen Plasmamembran auf, zwischen denen zahlreiche Mitochondrien liegen. Derartige Einfaltungen gelten als konstantes Charakteristikum flüssigkeits-transportierender Epithelien (vergl. Fawcett, 1962; Diamond und Tormey, 1966a,b; und Diamond und Bossert, 1967, 1968). Auffällig ist ferner, daß die Pyramidal-Alveolen im Gegensatz zu den granulären Alveolen-Typen in der Anfangsphase des Saugaktes keine strukturellen Änderungen oder Größenzunahme erkennen lassen

und erst in der letzten Phase, in der sehr rasche Blutaufnahme erfolgt, an Größe zunehmen (Kirkland, 1971). Darüber hinaus ist dieser Alveolen-Typ im Speicheldrüsen-Körper der Argasiden, bei denen die Coxalorgane die Hauptorgane der Ionen- und Wasserexkretion während des Saugaktes sind, in wesentlich geringerer Zahl vertreten als bei Ixodiden (Balashov, 1968). Über die Funktion der Speicheldrüsen und insbesondere der Pyramidal-Alveolen zwischen den Blutmahlzeiten ist bisher nichts bekannt.

Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen enthalten deutliche Hinweise, daß die Speicheldrüsen ixodider Zecken auch während der ausgedehnten Hungerphasen an der Aufrechterhaltung einer ausgewogenen Wasser- und Ionenbilanz der Körperflüssigkeiten beteiligt sind. Die beobachtete Abgabe größerer Mengen eines augenscheinlich stark konzentrierten, an Natrium- und Kaliumverbindungen reichen Speicheldrüsensekretes bei extrem dehydrierten Zecken kann kaum anders als ein Eliminierungsprozeß überschüssiger Ionen angesehen werden. Von dieser Maßnahme wird offenbar nur Gebrauch gemacht, wenn auf Grund exzessiver Wasserverluste ein osmotisches und ionales Ungleichgewicht der Körperflüssigkeiten auf andere Weise nicht mehr vermieden werden kann.

Anzeichen für eine Kontrolle des osmotischen Wertes und des Volumens der Haemolymph durch gezielte Ionenbewegungen zwischen der Haemolymph und anderen Körper-Kompartimenten fanden Shih et al. (1973) bei *Amblyomma americanum*, wobei Natrium offensichtlich das dominierende Kation ist. In dieser Arbeit wird festgestellt, daß bei stark dehydrierten Zecken das Haemolymphvolumen etwa gleich groß ist wie bei mäßig hydrierten Zecken, daß bei ersteren aber die Natrium-Konzentration der Haemolymph deutlich ansteigt. Andererseits nimmt das Haemolymph-Volumen deutlich zu, wenn mäßig hydrierte Tiere voll hydriert werden, wobei die Natriumkonzentration konstant bleibt.

Die Sekretion hochkonzentrierter, hypertonischer Salzlösungen als Mittel zur Osmoregulation ist im Tierreich nicht ungewöhnlich und kommt unter den terrestrischen Tieren insbesondere bei einigen Vögeln und Reptilien vor (vergl.

Schmidt-Nielsen et al., 1963; Ohmart, 1972). Sie erfolgt hier extrarenal über spezielle nasale Salzdrüsen und erreicht bei einigen marinen Vögeln Konzentrationen, die die einer 1molaren NaCl-Lösung übersteigen können (Schmidt-Nielsen, 1960). Auf die große ultrastrukturelle Ähnlichkeit zwischen den Zellen der Pyramidal-Alveolen und den Zellen der Salzdrüsen bei Vögeln wird von Balashov (1968) ausdrücklich hingewiesen.

Wie die eigenen Untersuchungen weiterhin zeigten, produzieren auch die Speicheldrüsen hydrierter und partiell dehydrierter *A. variegatum* kleinere Mengen eines Sekretes, welches in den Haupt-Speicheldukten und im Salivarium festgestellt werden konnte und welches, wenn es in die Buccalhöhle gelangt, kurze Zeit später offensichtlich über den Pharynx eingesogen wird. Bemerkenswert ist die gute Übereinstimmung zwischen der unteren Grenze der Wasseraufnahme durch das kristalline Speicheldrüsensekret extrem dehydrierter Tiere und der kritischen Gleichgewichts-Luftfeuchte von *A. variegatum*.

Diese Befunde geben zusammen mit der festgestellten umfangreichen und sehr schnell erfolgenden Wasseraufnahme des Speicheldrüsensekretes oberhalb von 80 - 85% r.F. Grund zu der Annahme, daß der erste Schritt der Aufnahme von Wasserdampf aus nicht gesättigter Atmosphäre bei ixodiden Zecken durch die hygroscopischen Eigenschaften eines konzentrierten Speicheldrüsensekretes ermöglicht wird. Der mit dem aufgenommenen Wasser verdünnte Speichel dürfte im weiteren Verlauf des Aufnahmeprozesses durch den Pharynx in den Darmtrakt eingesogen werden. Die Ionen, als Kationen insbesondere Na^+ und K^+ , könnten vom Darmlumen, möglicherweise auch ohne aktiven Transport, entlang einem Konzentrationsgradienten, der durch die sekretorische Aktivität der Speicheldrüsen aufgebaut wird, zurück in die Haemolymphe gelangen, wobei das Wasser passiv folgt.

Der entscheidende und vielleicht auch allein aktive Teil des Aufnahmeprozesses wird im Rahmen dieser Modellvorstellung von den Speicheldrüsen übernommen und besteht in der Produktion eines Speichelsekretes, daß auf Grund der ionalen

Zusammensetzung und der Konzentration in der Lage ist, die dampfdruckerniedrigenden Kräfte von etwa 220 atm. an seiner Oberfläche zu entwickeln, die zur Aufnahme von Wasserdampf aus etwa zu 85% gesättigter Luft notwendig sind.

Die ultrastrukturellen Befunde einiger Autoren (s.o.) sowie die eigenen Untersuchungen an Zecken, deren Speicheldrüsen bis auf die Hauptdukte und die Pyramidal-Alveolen (Alveolen-Typ I) durch eine starke Theilerien-Infektion zerstört waren, deuten darauf hin, daß dieses Speichelsekret in den Pyramidal-Alveolen der Speicheldrüsen erfolgt. In den basalen Einfaltungen der Zellmembranen dieses Alveolen-Typs können durch aktiven Ionentransport nach dem "standing gradient" Modell (vergl. Diamond und Bossert, 1967, 1968 und Berridge und Oschman, 1969) lokale osmotische Gradienten erzeugt werden, die je nach Verteilung der Ionenpumpen sowie der Wasserpermeabilität und der Geometrie der blindgeschlossenen Kanäle zu einem mehr oder weniger hypertonen Sekret führen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Larven von 5 ixodiden Zeckenarten konnten bei Massenhaltung (bis zu 5000 Individuen) in den Zuchtgefäßen bei hoher Luftfeuchtigkeit von 93.5% und 25°C für lange Zeit Wassergleichgewicht halten und überlebten mehrere Monate. Bei Einzelhaltung in kleinen Glaskäfigen hingegen waren die Larven unter gleichen Luftfeuchte- und Temperaturbedingungen nicht in der Lage Wassergleichgewicht zu halten, und die Lebensdauer verkürzte sich drastisch auf 1 - 3 Wochen. Weder die Benutzung anderer Käfigmaterialien und verschiedener Methoden bei der Übertragung der Larven aus der Massenzucht in die Einzelkäfige noch die gemeinsame Haltung von bis zu 10 Larven in einem Testkäfig führten zu einer Verlängerung der Lebensdauer.

Abweichend von den Befunden bei allen bisher untersuchten Zeckenarten - meist Adulte oder Nymphen - war bei den Larven der in dieser Arbeit untersuchten Zeckenarten durch punktuelle Gewichtskontrollen in angemessenen Zeitintervallen die Aufnahme von Wasserdampf aus der Luft mit einem Netto-Gewinn nicht allgemein nachweisbar, selbst dann nicht, wenn die Tiere zuvor ein erhebliches Wasserdefizit in trockener Luft erlitten hatten. Wiederholte Entnahme der Larven aus den Einzelkäfigen zur Bestimmung der Gewichtsänderungen führte zu erhöhten Verlustraten.

Erst durch den Einsatz zweier Waagensysteme, die kontinuierliche Gewichtskontrollen ohne Entnahme der Larven aus den Testbedingungen zuließen, konnte die Aufnahme von Wasserdampf aus der Luft bei den untersuchten Zeckenlarven eindeutig nachgewiesen werden. Die aufgenommene Wassermenge reichte in der Regel nicht aus, zuvor erlittene Wasserverluste auszugleichen, sodaß insgesamt ein allmählicher Wasserverlust resultierte.

Spuren Fett-ähnlichen Materials konnten nach mehrtägigem Aufenthalt der Larven an den Wänden der Einzelkäfige festgestellt werden. Dieser Befund sowie die Analyse der gemessenen Gewichtsänderungen geben gute Anhaltspunkte, daß es bei den Larven während der Einzelhaltung zu Abrasion epikutiku-

tikulären Wachsmaterials kommt, woraus erhöhte Wasserverluste und die Unfähigkeit zur Einstellung eines Wassergleichgewichtes resultieren.

Auf Grund der im Experiment auftretenden unkontrollierbaren Störungen des Wassergleichgewichtes der Ixodiden-Larven konnte ein Vergleich der Wasseraustauschraten von Larven und Adulten ein und derselben Art nicht sinnvoll durchgeführt werden. Aus diesem Vergleich wären Aufschlüsse über die Orte des Wasseraustausches zu erwarten gewesen, da die Larven ixodider Zecken im Gegensatz zu den Adulten kein Tracheensystem besitzen.

Adulte der ixodiden Zecke *A. variegatum* konnten bei Haltung in Einzelkäfigen in hoher Luftfeuchtigkeit (93.5% r.F., 20°C) für Monate Wassergleichgewicht halten. Nach Ende der „Exkretionsphase“ traten bei den Adulten über einen Kontrollzeitraum von 10 Wochen nur geringfügige Gewichtsverluste auf.

Der Beitrag von Stoffwechselwasser zur Aufrechterhaltung des Wassergleichgewichtes in hohen Luftfeuchtigkeiten ist vernachlässigbar klein. Insgesamt werden in 10 Wochen durchschnittlich nur 5.9% der Trockensubstanz metabolisiert. Der Wassergehalt der Zecken reduziert sich im gleichen Zeitraum um einen Betrag, der annähernd der Menge produzierten Stoffwechselwassers entspricht.

Die Kritische Gleichgewichts-Luftfeuchtigkeit (KGF) von *A. variegatum* liegt geringfügig unterhalb von 85% r.F. In allen Luftfeuchtigkeiten oberhalb der KGF können zuvor in trockener Luft erlittene Wasserdefizite durch aktive Aufnahme von Wasserdampf aus der Luft ausgeglichen werden, und schließlich stellt sich zwischen der Luftfeuchtigkeit und dem Wassergehalt der Zecken ein Gleichgewicht ein. Die Aufnahmeraten sowie die Höhe des Gleichgewichtswassergehaltes sind von der relativen Luftfeuchtigkeit abhängig. Sie steigen mit zunehmender Luftfeuchtigkeit. In Luftfeuchten unterhalb der KGF verlieren die Zecken kontinuierlich Wasser an die umgebende Luft. Dabei nehmen die Wasserverluste mit zunehmender Aufenthaltsdauer in diesen Feuchten sukzessiv ab.

Zu erheblichen Wasserverlusten kann es bei Adulten von *A. variegatum* über die Stigmenöffnungen kommen. Die Experi-

mente der vorliegenden Arbeit erbringen indirekt den Beweis für das Vorhandensein eines wirksamen spirakulären Verschlussmechanismus bei *A. variegatum*, der unter Morphologen bei Tücken nicht unumstritten ist. Durch aktive Kontrolle über den spirakulären Verschluss können die Wasserverluste der Tücken in niedrigen Luftfeuchtigkeiten drastisch reduziert werden.

Der Gleichgewichts-Wassergehalt *Adulten* von *A. variegatum* ist in konstanter hoher Luftfeuchtigkeit oberhalb der KMF keine konstante Größe. Vielmehr wechseln in unregelmäßiger Folge Verlustphasen von bis zu 14 Tagen mit Aufnahmephasen ab, die maximal 6 Tage dauern. Im Durchschnitt treten Schwankungen von ± 21 um den mittleren Wassergehalt auf. Ein unterer Schwellenwert des Körperwassergehaltes, bei dem der Aufnahmemechanismus einsetzt, ist ebenso wenig zu erkennen wie eine obere Schranke, die zur Einstellung der Wasserdampfaufnahme führt.

Weiterer Einblick in die Dynamik des Wassergleichgewichtes in hohen Luftfeuchtigkeiten konnte anhand der kontinuierlichen Aufzeichnungen einer registrierenden Waage gewonnen werden. Wie ausgedehnten Verlust- und Aufnahmephasen, die bei punktuellen Gewichtskontrollen in Abständen von zwei Tagen zu beobachten sind, stellen in Wirklichkeit das Ergebnis eines Wechsels zwischen mehrstündigen Verlust- und Aufnahmephasen dar, wobei Regelmäßigkeiten nicht erkennbar sind.

Es ist festzustellen, daß das Wassergleichgewicht ixodider Tücken weder das Ergebnis kontinuierlicher Kompensation der laufenden Wasserverluste durch eine permanent ertretende "Wasserpumpe" ist noch durch einen empfindlichen "feed-back-Mechanismus" reguliert wird, der in engen Grenzen den Aufnahmemechanismus ein- und ausschaltet. Welches Prinzip dem beschriebenen Regulationsmechanismus zuzurechnen ist, kann gegenwärtig noch nicht beurteilt werden.

Zur Bestimmung des Ortes der aktiven Wasserdampfaufnahme aus der Luft wurden verschiedene Regionen des Tückenterrars mit Paraffin-Wachs gegen die umgebende Luft abgeschlossen. Abdecken der Analsöffnung, der gesamten Portalflechte und der Ventraelflechte außer den Tücken selbst hatte keinerlei Einfluß auf

Wasseraufnahme und Wassergleichgewicht. Der Verschuß bei-
der Stigmen ließ die Aufnahme von Wasserdampf solange zu,
wie keine anaesthesierenden CO_2 -Konzentrationen im Tracheen-
system erreicht wurden. Der vollständige Verschuß der Mund-
öffnung hingegen führte in jedem Falle zur Unterbindung der
aktiven Aufnahme von Wasserdampf. Zuvor partiell dehydrierte
Zecken waren mit verschlossener Mundöffnung nicht in der
Lage, ihr Wasserdefizit auszugleichen, und Tiere, die im
Gleichgewicht mit hoher Luftfeuchtigkeit waren, büßten die
Fähigkeit, Wassergleichgewicht zu halten, ein. In beiden
Fällen traten in Luftfeuchtigkeiten oberhalb der KGF leichte
aber kontinuierliche Wasserverluste auf. Dieser Effekt konnte
sowohl bei Larven, Nymphen und Adulten von *A. variegatum* als
auch bei den Adulten von drei weiteren Zeckenarten nach Ver-
schluß der Mundöffnung festgestellt werden.

Kontrollexperimente, in denen große Teile des Rostrums
mit Paraffinwachs bedeckt wurden, ohne daß es dabei zum Ver-
schluß der Mundöffnung kam, zeigten, daß die Unterbindung
der Wasserdampfaufnahme keine Folge der Paraffin-Applikation
selbst ist.

Der direkte Nachweis, daß die Aufnahme von Wasserdampf
aus der Luft bei ixodiden Zecken über die Mundöffnung er-
folgt, konnte in einem Experiment erbracht werden, in wel-
chem dem Rostrum mit der Mundöffnung sowie dem übrigen
Zeckenkörper getrennt jeweils definierte Mengen Wasser-
dampf angeboten wurden. Die Aufnahmerate, die über das
Rostrum ermittelt wurde, entsprach recht genau der Netto-
Aufnahmerate des gesamten Zeckenkörpers in der entsprechen-
den Luftfeuchtigkeit.

Es konnten einige experimentelle Anhaltspunkte dafür ge-
funden werden, daß die Speicheldrüsen ixodider Zecken in
den Aufnahmemechanismus verwickelt sind und - ähnlich wie
während des Saugaktes - auch in den ausgedehnten Zeiträumen
zwischen den Blutmahlzeiten maßgeblich an der Wasser- und
Ionenregulation beteiligt sind. Extrem dehydrierte Zecken,
die annähernd die Hälfte ihres gesamten Körperwassers ein-
gebüßt haben, können durch Abgabe eines Speicheldrüsensekre-

tes große Mengen an Ionen, insbesondere Na^+ und K^+ , aus dem Körper eliminieren. Das Sekret sammelt sich außen am Rostrum, zumeist zwischen den Palpen und dem Rostrum, in größeren Mengen an und kristallisiert bei niedrigen Luftfeuchtigkeiten sehr rasch aus. Werden Zecken mit kristallinem Speicheldrüsensekret am Rostrum in hohe Luftfeuchtigkeiten oberhalb der KGF überführt, so nimmt die kristalline Substanz in wenigen Minuten beträchtliche Mengen Wassers aus der Luft auf, löst sich in dem aufgenommenen Wasser und wird schließlich über die Mundöffnung eingesogen.

Die gute Übereinstimmung der unteren Wasseraufnahmegrenze des kristallinen Sekretes, das Vorhandensein von Sekret in den Hauptdukten der Speicheldrüsen und im Salivarium partiell dehydrierter und hydrierter Zecken sowie pulsierende Pumpbewegungen des Pharynx geben Grund zu der Annahme, daß der erste Schritt der Wasserdampfaufnahme aus der Luft durch die dampfdruck-erniedrigenden Kräfte an der Oberfläche des beschriebenen Speicheldrüsen-Sekretes erfolgt und daß das Sekret mit dem aufgenommenen Wasser anschließend über den Pharynx in den Darmtrakt gelangt.

Das beschriebene Speicheldrüsensekret unterscheidet sich offensichtlich von dem während des Saugaktes abgegebenen Speichel. Pilocarpin-Stimulation führte zwar bei ungesogenen Zecken zu erhöhter sekretorischer Aktivität der Speicheldrüsen, jedoch war der produzierte Speichel in Zusammensetzung und Affinität zu Wasser anders als der natürliche Speichel ungesogener Zecken.

Untersuchungen über Wasserdampf-Aufnahme und Wassergleichgewicht an Adulten von *H. anatolicum excavatum*, deren Speicheldrüsen-Alveolen vom Typ II und III durch eine starke Infektion mit Theilerien vollständig zerstört waren, lassen erkennen, daß nur der Alveolen-Typ I (Pyramidal-Alveolen) für das Wassergleichgewicht sowie für die Produktion von Speichelsekret im Zusammenhang mit der aktiven Aufnahme von Wasserdampf in Frage kommt.

Anhand der experimentellen Befunde wird abschließend in der vorliegenden Arbeit unter Berücksichtigung ultrastruktureller Befunde anderer Autoren ein Aufnahmemodell vorgestellt.

- Beament, J. W. L. 1945. The cuticular lipoids of insects. *J. exp. Biol.*, 21, 115-131.
- Beament, J. W. L. 1948. The role of wax layers in the waterproofing of insect cuticle and eggshell. *Dis. Faraday Soc.*, 3, 177-182.
- Beament, J. W. L. 1955. Wax secretion in the cockroach. *J. exp. Biol.*, 32, 514-538.
- Beament, J. W. L. 1958. The effect of temperature on the waterproofing mechanism of an insect. *J. exp. Biol.*, 35, 494-519.
- Beament, J. W. L. 1959. The waterproofing mechanism of arthropods. I. The effect of temperature on cuticle permeability in terrestrial insects and ticks. *J. exp. Biol.*, 36, 391-422.
- Beament, J. W. L. 1961. The water relationships of insect cuticle. *Biol. Rev.*, 36, 281-320.
- Beament, J. W. L., J. Noble-Nesbitt, and J. A. L. Watson 1964. The waterproofing mechanism of arthropods - III. Cuticular permeability in the firebrat, *Thermobia domestica* (Packard). *J. exp. Biol.*, 41, 323-330.
- Beament, J. W. L. 1964. The active transport and passive movement of water in insects. *Adv. Insect Physiol.*, 2, 67-129.
- Beament, J. W. L. 1965. The active transport of water: Evidence, models and mechanisms. *Symp. Soc. exp. Biol.*, 19, 273-298.
- Belozerov, V. N., and L. N. Seravin 1960. Water balance regulation in *Alectrobius tholozani* at different atmospheric humidity. *Med. Parazit.*, 3, 308-313.
- Berridge, M. J., and J. L. Oschman 1969. A structural basis for fluid secretion by malpighian tubules. *Tissue and Cell*, 1, 247-272.
- Browning, T. O. 1954a. Water balance in the tick *Ornithodoros moubata* Murray, with particular reference to the influence of carbon dioxide on the uptake and loss of water. *J. exp. Biol.*, 31, 331-340.

- Browning, T. O. 1954b. On the structure of the spiracle of the tick *Ornithodoros moubata* Murray. *Parasitology*, 44, 310-312.
- Bull, M. and M. Smyth 1973. The distribution of three species of reptile ticks, *Aponomma hydrosauri* (Denny), *Amblyomma albolimbatum* Neumann, and *Amb. limbatum* Neumann. *Austr. J. Zool.*, 21, 103-110.
- Bursell, E. 1955. The transpiration of water from terrestrial isopods. *J. exp. Biol.*, 32, 238-255.
- Bursell, E. 1957. Spiracular control of water loss in the tsetse fly. *Proc. R. ent. Soc., Lond. (A)*32, 21-29.
- Buxton, P. A. 1930. Evaporation from the mealworm (*Tenebrio*, *Coleoptera*) and atmospheric humidity. *Proc. R. Soc. (B)* 106, 560-577.
- Buxton, P. A. 1932. The relation of adult *Rhodnius prolixus* (*Reduviidae*, *Rhynchota*) to atmospheric humidity. *Parasitology*, 24, 429-439.
- Camin, J. H. 1963. Relations between host-finding behavior and life histories in ectoparasitic *Acarina*. *Ad. Acarol.*, 1, 411-424.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1950. The water relations and cuticle of *Paradesmus gracilis* (*Diplopoda*, *Strougyliidae*). *Quart. J. micr. Sci.*, 91, 453-464.
- Cook, B. 1973. The effects of repeated desiccation and rehydration on lipid and haemoglobin concentrations in fasting *Ornithodoros concanensis* (*Acarina*: *Argasidae*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 44 A, 1141-1148.
- Coons, L. B., and M. A. Roshdy 1973. Fine structure of the salivary glands of unfed male *Dermacentor variabilis* (Say). *J. Parasit.*, 59, 900-912.
- Cutcher, J. 1973. The critical equilibrium activity of non-feeding *Tyrophagus putrescentiae* (*Acarina*: *Acaridae*). *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 66, 609-612.
- Davis, M. T. B. 1974. Changes in critical temperature during nymphal and adult development in the rabbit tick, *Haemaphysalis leporispalustris* (*Acari*: *Ixodidae*: *Ixodidae*). *J. exp. Biol.*, 60, 85-94.

- Diamond, J. M., and W. H. Bossert 1967. Standing gradient osmotic flow. A mechanism for coupling of water and solute transport in epithelia. *J. Gen. Physiol.*, 50, 2061-2083.
- Diamond, J. M., and W. H. Bossert 1968. Functional consequences of ultrastructural geometry in "backwards" fluid transporting epithelia. *J. Cell. Biol.*, 37, 694-702.
- Diamond, J. M., and J. McD. Tormey 1966a. Role of long extracellular channels in fluid transport across epithelia. *Nature, Lond.*, 210, 817-820.
- Diamond, J. M., and J. McD. Tormey 1966b. Studies on the structural basis of water transport across epithelial membranes. *Fed. Proc.*, 25, 1458-1463.
- Edney, E. B. 1947. Laboratory studies on the bionomics of the rat fleas, *Xenopsylla brasiliensis* Baker and *X. cheopis* Roths. - II. Water relations during the cocoon period. *Bull. Ent. Res.*, 38, 263-280.
- Edney, E. B. 1949. Evaporation of water from woodlice. *Nature, Lond.*, 164, 321-322.
- Edney, E. B. 1951. The evaporation of water from woodlice and the millipede *Glomeris*. *J. exp. Biol.*, 28, 91-115.
- Edney, E. B. 1966. Absorption of water vapour from unsaturated air by *Arenivaga* sp. (Polyphagidae, Dictyoptera). *Comp. Biochem. Physiol.*, 19, 387-408.
- Edney, E. B. 1971. Some aspects of water balance in Tenebrionid beetles and a Thysanuran from the Namib Desert of Southern Africa. *Physiol. Zool.*, 44, 61-76.
- Fawcett, D. W. 1962. Physiologically significant specializations of the cell surface. *Circulation*, 26, 1105-1125.
- Feldman-Muhsam, B. 1947. Resistance of larvae and nymphs of *Hyalomma savignyi* Gerv. to various conditions of temperature and humidity. *Parasitology*, 38, 111-115.
- Gibbs, K. E., and F. O. Morrison 1959. The cuticle of the two-spotted spider mite *Tetranychus telarius* L. (Acarina: Tetranychidae). *Can. J. Zool.*, 37, 633-638.

- Gregson, J. D. 1967. Observations on the movement of fluids in the vicinity of the mouthparts of naturally feeding *Dermacentor andersoni* Stiles. *Parasitology*, 57, 1-8.
- Gunn, D. L. 1933. The temperature and humidity relations of the cockroach *Blatta orientalis* L. Desiccation. *J. exp. Biol.*, 10, 274-285.
- Hafez, M., S. El-Ziady, and T. Hefnawy 1970a. Biochemical and physiological studies of certain ticks (Ixodoidea). Cuticular permeability of *Hyalomma* (H.) *dromedarii* Koch (Ixodidae) and *Ornithodoros savignyi* (Audouin) (Argasidae). *J. Parasit.*, 56, 154-168.
- Hafez, M., S. El-Ziady, and T. Hefnawy 1970b. Biochemical and physiological studies of certain ticks (Ixodoidea). Uptake of water vapor by the different developmental stages of *Hyalomma* (H.) *dromedarii* Koch (Ixodidae) and *Ornithodoros* (O.) *savignyi* (Audouin) (Argasidae). *J. Parasit.*, 56, 354-361.
- Hazelhoff, E. H. 1927. Die Regulierung der Atmung bei Insekten und Spinnen. *Z. Vergl. Physiol.*, 5, 179-190.
- Heeg, J. 1967. Studies on Thysanura. I. The water economy of *Machiloides delanyi* Wygodzinsky and *Ctenolepisma longicauda* Escherich. *Zoologica Africana*, 3, 21-41.
- Hefnawy, T. 1970. Biochemical and physiological studies of certain ticks (Ixodoidea). Water loss from the spiracles of *Hyalomma* (H.) *dromedarii* Koch (Ixodidae) and *Ornithodoros* (O.) *savignyi* (Audouin) (Argasidae). *J. Parasit.*, 56, 362-366.
- Hinton, H. E. 1967. The structure of the spiracles of the cattle tick, *Boophilus microplus*. *Austr. J. Zool.*, 15, 941-945.
- Hitchcock, L. F. 1955. Studies on the non-parasitic stages of the cattle tick, *Boophilus microplus* (Canestrini) (Acarina: Ixodidae). *Austr. J. Zool.*, 3, 295-311.
- Hoogstraal, H. 1956. African Ixodoidea. I. Ticks of the Sudan. Bureau of Medicine and Surgery, Department of Navy, Research Report NM 005 050. 29. 07, 1101 pp.

- Howell, F. G., and J. E. George 1973. Some effects of humidity on the behavior and water balance of *Argas cooleyi*. J. Med. Ent., 10, 459-469.
- Hurst, H. 1950. An electron diffraction study of the crystalline structure of the lipids in the pupal exuviae of *Calliphora erythrocephala*. J. exp. Biol., 27, 238-252.
- Jakovlev, V. und F. Krüger 1954. Untersuchungen zur Transpiration der Hausgrille (*Gryllus domesticus* L.) Z. Vergl. Physiol., 37, 57-77.
- Jakovlev, V. 1956. Wasserdampfabgabe der Acrididen und Mikroklima ihrer Biotope. Zool. Anz. Suppl., 20, 136-142.
- Jakovlev, V. 1961. Transpiration und Vorzugstemperatur einiger Grillenarten. Zool. Anz., Suppl., 24, 92-96.
- Kaufman, W. R., and J. E. Phillips 1973a. Ion and water balance in the ixodid tick *Dermacentor andersoni*. I. Routes of ion and water excretion. J. exp. Biol., 58, 523-536.
- Kaufman, W. R., and J. E. Phillips 1973b. Ion and water balance in the ixodid tick *Dermacentor andersoni*. II. Mechanism and control of salivary secretion. J. exp. Biol., 58, 537-547.
- Kaufman, W. R., and J. E. Phillips 1973c. Ion and water balance in the ixodid tick *Dermacentor andersoni*. III. Influence of monovalent ions and osmotic pressure on salivary secretion. J. exp. Biol., 58, 549-564.
- Kirkland, W. L. 1971. Ultrastructural changes in the nymphal salivary glands of the rabbit tick, *Haemaphysalis leporispalustris* during feeding. J. Insect Physiol., 17, 1933-1946.
- Kitaoka, S., and T. Morii 1970. Ionic and water balance in the feeding process of ixodid ticks. Nat. Inst. Anim. Hlth. Quart., 10, 34-41.
- Knülle, W. 1961. Die Luftfeuchte-Unterschiedsempfindlichkeit der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.). Z. Vergl. Physiol., 44, 463-477.
- Knülle, W. 1962. Die Abhängigkeit der Luftfeuchte-Reaktionen der Mehlmilbe (*Acarus siro* L.) vom Wassergehalt des Körpers. Z. Verg. Physiol., 45, 233-246.

- Lees, A. D. 1964. The effect of ageing and locomotor activity on the water transport mechanism of ticks. Proc. 1st Int. Congr. Acarology, Acarologia, 6, 315-323.
- Lindsay, E. 1940. The biology of the silverfish, *Ctenolepisma longicaudata*, with particular reference to its feeding habitats. Proc. R. Soc. Vict., 52, 35-83.
- Locke, M. 1964. The structure and formation of integument in insects. In: The Physiology of Insecta. (Ed. by Rockstein, M.). Academic Press, New York, 3, 379-470.
- Locke, M. 1965. Permeability of insect cuticle to water and lipids. Science, N.Y., 147, 295-298.
- Londt, J. G. H., and G. B. Whitehead 1972. Ecological studies of larval ticks in South Africa. (Acarina: Ixodidae). Parasitology, 65, 469-490.
- Loveridge, J. P. 1968b. The control of water loss in *Locusta migratoria migratorioides* R. u. F. II. Water loss through the spiracles. J. exp. Biol., 49, 15-29.
- Ludwig, D. 1937. The effect of different relative humidities on respiratory metabolism and survival of the grasshopper, *Chortophaga viridifasciata* De Geer. Physiol. Zool., 10, 342-351.
- McEnroe, W. D. 1961. The control of water loss by the two-spotted spider mite (*Tetranychus telarius*). Ann. Ent. Soc. Amer., 54, 883-887.
- McEnroe, W. D. 1971. Water balance and mortality in the adult female American dog tick *Dermacentor variabilis* Say. (Acarina: Ixodidae). Research Bull. 594, University of Massachusetts - Amherst College of Agriculture, Agricultural Experiment Station.
- McEnroe, W. D. 1972. The rectum is not the site of water vapour uptake by *Dermacentor variabilis* Say (Acarina: Ixodidae). Acarologia, 14, 542-543.
- Mellanby, K. 1932a. Effects of temperature and humidity on the metabolism of the fasting bed-bug (*Cimex lectularius*) Hemiptera. Parasitology, 24, 419-428.
- Mellanby, K. 1932b. The effect of atmospheric humidity on the metabolism of the fasting meal-worm *Tenebrio molitor* L. (Col.). Proc. R. Soc. B, 11, 376-390.

- Mellanby, K. 1935a. The site of water loss from insects.
Proc. R. Soc. B, 116, 139-149.
- Mellanby, K. 1935b. The structure and function of the spiracles of the tick *Ornithodoros moubata* Murray.
Parasitology, 27, 288-290.
- Miller, P. L. 1961. Spiracle control in dragon flies.
Nature, Lond., 191, 621-622.
- Nathanson, M. E. 1967. Comparative fine structure of sclerotized and unsclerotized integument of the rabbit tick, *Haemaphysalis leporispalustris* (Acari: Ixodidae: Ixodidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 60, 1125-1135.
- Nelson, V. E., and J. H. Camin 1967. Cuticular critical temperature of the rabbit tick, *Haemaphysalis leporispalustris*. Amer. Zool., 7, 46.
- Noble-Nesbitt, J. 1969. Water balance in the firebrat, *Thermobia domestica* (Packard). Exchanges of water with the atmosphere. J. exp. Biol., 50, 745-769.
- Noble-Nesbitt, J. 1970. Water balance in the firebrat *Thermobia domestica* (Packard). The site of uptake of water from the atmosphere. J. exp. Biol., 52, 193-200.
- Nuttall, G. H. F., W. F. Cooper, and L. E. Robinson 1908. On the structure of the spiracles of a tick - *Haemaphysalis punctata*, Canestrini and Fauzago. Parasitology, 1, 347-351.
- Ohmart, R. D. 1972. Physiological and ecological observations concerning the salt secreting nasal glands of the roadrunner. Comp. Biochem. Physiol., 43A, 311-316.
- Okasha, A. Y. K. 1971. Water relations in an insect, *Thermobia domestica*. I. Water-uptake from subsaturated atmospheres as a means of volume regulation (Thysanura, lepismatidae). J. exp. Biol., 55, 435-448.
- Okasha, A. Y. K. 1972. Water relations in an insect, *Thermobia domestica*. II. Relationships between water content, water uptake from subsaturated atmospheres and water loss. J. exp. Biol., 57, 285-296.

- Okasha, A. Y. K. 1973. Water relations in an insect, *Thermobia domestica*. III. Effects of desiccation and rehydration on the haemolymph. *J. exp. Biol.*, 58, 385-400.
- Ramsay, J. A. 1935. The evaporation of water from the cockroach. *J. exp. Biol.*, 12, 373-383.
- Robinson, L. E., and J. Davidson 1913. The anatomy of *Argas persicus* (Oken, 1818). Part II. Parasitology, 6, 217-256.
- Roshdy, M. A., and T. Hefnawy 1973. The Functional Morphology of *Haemaphysalis Spiracles* (Ixodoidea: Ixodidae). *Z. Parasitenk.*, 42, 1-10.
- Roshdy, M. A. 1974. Structure of the nymphal spiracle and its formation in the pharate adult *Haemaphysalis (Kaiseriana) longicornis* Neumann (Ixodoidea: Ixodidae). *Z. Parasitenk.*, 44, 1-14.
- Sauer, J. R., and J. A. Hair 1971. Water balance in the lone star tick (*Amblyomma americanum*) (Acarina, Ixodidae) (Arach): the effects of relative humidity and temperature on weight change and total water-content. *J. Med. Ent.*, 8, 479-485.
- Schmidt, G. 1955. Physiologische Untersuchungen zur Transpiration und zum Wasserhaushalt der Gattung *Carabus* (Ins. Coleopt.). *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.*, 65, 459-495.
- Schmidt-Nielsen, K. 1960. The salt secreting glands in marine birds. *Circulation*, 21, 955-967.
- Schmidt-Nielsen, K. et al. 1963. Nasal salt excretion and the possible function of the cloaca in water conservation. *Science*, 142, 1300-1301.
- Schulze, W. G. 1959. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Vorzugstemperatur von medizinisch wichtigen Schmeißfliegen und Stechmückenarten. *Z. Angew. Ent.*, 44, 64-101.
- Shih, C. et al. 1973. The effects of desiccation and rehydration on the lone star tick. *J. Insect Physiol.*, 19, 505-514.
- Sixl, W., E. Dengg und H. Waltinger 1971. Rasterelektro-nenoptische Untersuchungen bei Zecken. III. Die Stigmen von *Ixodes ricinus* Linné, *Ixodes canisuga* Johnston,

- Ixodes redikorzevi* Olenov, *Dermacentor marginatus* Sulzer, *Argas reflexus* Latreille und *Ornithodoros papillipes* Birula. Arch. Sci. Geneve, 24, 403-407.
- Sonenshine, D. E., and J. D. Gregson 1970a. A contribution to the internal anatomy and histology of the bat tick, *Ornithodoros kelleyi*, Cooley u. Kohls, 1941. I. Alimentary system. J. Med. Ent., 7, 46-64.
- Tatchell, R. J. 1967a. A modified method of obtaining tick oral secretion. J. Parasit., 53, 1106-1107.
- Tatchell, R. J. 1967b. Salivary secretion in the cattle tick as a means of water elimination. Nature, Lond., 213, 940-941.
- Tatchell, R. J. 1969. The ionic regulatory role of the salivary secretion of the cattle tick, *Boophilus microplus*. J. Insect Physiol., 15, 1421-1430.
- Theodor, O., and M. Costa 1960. New species and new records of Argasidae from Israel. Observations on the rudimentary scutum and the respiratory system of the larvae of the Argasidae. Parasitology, 50, 365-385.
- Wharton, G. W., and K. Kanungo 1962. Some effects of temperature and relative humidity on water-balance in females of the spiny rat mite *Echinolaelaps echidninus* (Acarina: Laelaptidae). Ann. Ent. Soc. Amer., 55, 483-492.
- Wigglesworth, V. B. 1935. The regulation of respiration in the flea *Xenopsylla cheopis* Roths. (Pulicidae). Proc. R. Soc., B, 118, 397-419.
- Wigglesworth, V. B., and J. D. Gillett 1935. The loss of water during ecdysis in *Rhodnius prolixus* Stal (Hemiptera). Proc. R. Ent. Soc. Lond., A, 11, 104-107.
- Wigglesworth, V. B. 1945. Transpiration through the cuticle of Insects. J. exp. Biol., 21, 97-114.
- Wigglesworth, V. B. 1947. The epicuticle in an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). Proc. R. Soc., B, 134, 163-181.
- Williams, R. T. 1971. In vitro studies on the environmental biology of *Goniodes colchici* (Denny) (Mall., Ischnocera) (Phloptoridae). III. The effects of temperature and humidity on the uptake of water-vapour. J. exp. Biol., 55, 553-568.

- Winston, P. W., and D. H. Bates 1960. Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology*, 41, 232-237.
- Winston, P. W., and V. E. Nelson 1965. Regulation of transpiration in the clover mite *Bryobia praetiosa* Koch (Ararina: Tetranychidae). *J. exp. Biol.*, 43, 257-269.
- Winston, P. W. 1964. The physiology of water balance in the Acarina. *Proc. 1st. Int. Congr. Acarol., Acarologia*, 6, 307-314.
- Winston, P. W., and J. W. L. Beament 1969. An active reduction of water level in insect cuticle. *J. exp. Biol.*, 50, 541-546.
- Wolley, T. A. 1972. Scanning electron microscopy of the respiratory apparatus of ticks. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 91, 348-363.

Lebenslauf

Geboren	2.12.1943	Altastenberg, Kreis Brilon
Eltern		Schneidermeister August Rudolph Hausfrau Klara Rudolph geb. Bartz
Volksschule	1950-1954	Hagen - Wehringhausen
Realschule	1954-1958	Hagen - Oberhagen
Aufbau- gymnasium	1958-1963	Herdecke/ Ruhr Abschluß: Abitur
Studium	seit SS 1963	Freie Universität Berlin Studienfächer: Biologie, Mathematik
	Mai 1970	Abschluß: 1. (Wissenschaft- liche) Staatsprüfung für das Amt des Studienrats in den Fächern Biologie und Mathe- matik
	seit 1971	Promotionsarbeit in Zoologie am Institut für Tierphysiolo- gie und Angewandte Zoologie der Freien Universität Berlin

